Pr 250 c 1

ISBN 2-85653-105-9

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie
TOME 116

Jean-Marie BETSCH

ÉLÉMENTS POUR UNE MONOGRAPHIE DES COLLEMBOLES SYMPHYPLÊONES
(HEXAPODES, APTÉRYGOTES)

PARIS
EDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)
—
1980

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

R 260 C 1

Bibliothèque Centrale Muséum
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome 116

ÉLÉMENTS POUR UNE MONOGRAPHIE DES COLLEMBOLES SYMPHYPLÉONES

(HEXAPODES, APTÉRYGOTES)

par

Jean-Marie BETSCH *

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS 6

INTRODUCTION 7

MATÉRIEL ET MÉTHODES 9

CADRE GÉNÉRIQUE DES SYMPHYPLÉONES 10

PREMIÈRE PARTIE : LES CARACTÈRES PHÉNOTYPIQUES NON LIÉS AU SEXE ET LEUR DÉVELOPPEMENT 13

I. — La segmentation 13

A. Généralités sur la segmentation des Collemboles 13
B. La segmentation des Symphypléones 14
C. Conclusion 16

II. — Le tégument et le système trachéen 16

A. Ultrastructure de l'épicuticule du tégument 18
B. L'appareil trachéen de l'adulte 22
C. Évolution du tégument et du système trachéen au cours du cycle vital 24
D. Effets des modifications du tégument et du système trachéen 25

III. — Les annexes du tégument 27

A. Les trichobothries 27
B. Les phanères 33
C. Les expansions tégumentaires du prothorax et du grand abdominal 40

IV. — La tête et ses appendices 41

A. Morphologie générale de la tête 41

* Laboratoire d'Écologie générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

B. Chétotaxie céphalique 41
C. La tache oculaire 43
D. Les pièces buccales, le labre et le labium 43
E. Les antennes 45

V. — Les appendices thoraciques : les pattes 50

A. Coxa 51
B. Trochanter 51
C. Fémur 51
D. Tibiotarse 52
E. Prétarse 56
F. Griffe 56

VI. — Les appendices abdominaux 57

A. Le tube ventral 58
B. Le rétinacle 60
C. La furca 61

VII. — Conclusion : apports de la morphologie à la systématique et à l'écologie 66

Deuxième Partie : LES CARACTÈRES SEXUELS ET LEUR DÉVELOPPEMENT 73

I. — Les caractères sexuels primaires externes 73

A. Plaque génitale de la femelle 74
B. Plaque génitale du mâle 76

II. — Les caractères sexuels secondaires 78

A. Taille des deux sexes 78
B. Chétotaxie périanale du segment abdominal VI 79
C. Longueur de l'antenne et rapports antennaires 87
D. Caractères sexuels secondaires au niveau générique ou spécifique 88

III. — Types de développement des caractères sexuels 102

A. Caractères sexuels primaires externes 102
B. Caractères sexuels secondaires 102

Troisième Partie : MODALITÉS DE LA REPRODUCTION 107

I. — Généralités sur la reproduction des Collemboles 107

A. Reproduction parthénogénétique 107
B. Reproduction sexuée 107

II. — La reproduction chez les Symphypléones 108

A. Dépôt et réception du spermatophore « au basard » 109
B. Dépôt et prise du spermatophore lors d'une parade sexuelle primitive 109
C. Transmission du sperme au cours d'une parade sexuelle spécialisée 110

III. — Discussion 118

Quatrième Partie : SYSTÉMATIQUE 121

I. — Hiérarchie des caractères 121

II. — Problèmes en suspens 122

III. — Clé de détermination des familles 123

A. Famille des Sminthurididae 124
B. Famille des Spinotbecidae 129
C. Famille des Arrhopalitidae 129

Source : MNHN, Paris

D. Famille des Katiannidae 131
E. Genres-charnière 138
F. Famille des Dicyrtomidae 142
G. Famille des Sminthuridae 147
H. Famille des Bourletiellidae 170

IV. — Phylogénie 185

Cinquième Partie : DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE RÉGIONALE : MADAGASCAR 189

A. Conditions écologiques 189
B. Les Symphypléones de Madagascar 194
C. Synusies caractéristiques 202
D. Caractéristiques du peuplement en Symphypléones de Madagascar 206

CONCLUSION 209

BIBLIOGRAPHIE 215

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Il me tient à cœur d'exprimer ma profonde reconnaissance à tous ceux qui ont apporté leur compétence et leur aide à la réalisation de ce travail.

Monsieur le Professeur Delamare Deboutteville m'a accueilli dans son laboratoire à Nancy, puis à Brunoy, a mis à ma disposition les collections du Muséum National et a suivi avec intérêt mes travaux. Monsieur le Professeur Cassagnau m'a très judicieusement conseillé, depuis un travail en commun qu'il m'a proposé au début de ma carrière jusqu'à la critique très fouillée de l'ensemble de ce travail. Monsieur le Recteur Paulian qui m'a fait profiter de sa grande expérience et de ses conseils en biogéographie et, plus récemment, Monsieur le Professeur Dorst, Membre de l'Institut, m'ont tous deux accordé leur confiance en m'associant étroitement à l'organisation de recherches pluridisciplinaires à Madagascar et en Guyane Française où j'ai pu ainsi me procurer des matériaux d'une valeur incomparable. Messieurs les Professeurs Lamotte et Dreux m'ont fait bénéficier de leurs conseils au cours de la rédaction de ce travail.

Monsieur le Professeur Conré a participé à ma formation de chercheur à Nancy et a continué depuis à s'intéresser à mes travaux. Les collègues du laboratoire d'Écologie Générale du Muséum à Brunoy et du laboratoire souterrain du C.N.R.S. à Moulis m'ont fait bénéficier de leur compétence, Armin Heymer en éthologie, Madame et Monsieur Juberthie en bistologie, Zaber Massoun en morphologie, Jean-François Ponge par ses prospections, Guy Vannier en écophysiologie et par la critique de ce travail.

De nombreux collègues et amis ont apporté leur concours à la réussite de mes missions à Madagascar : André Descarpentries, Arlette et Jean-Jacques Petter, Pierre Viette, du Muséum National, au Centre ORSTOM de Tananarive, Paul Griveaud, Jean-Louis Guillaumet, Jean Gutierrez, Philippe Morat, André Peyrieras et Monsieur Roererer, Directeur, et, à l'Institut Pasteur, Monsieur le Professeur Brygoo, alors Médecin-Général, Directeur de cet établissement.

Enfin, par l'envoi de matériel et par leurs conseils, de nombreux collègues et amis français et étrangers ont largement facilité ma tâche ; Peter Bellinger (Northridge, Californie), Gerhard Bretfeln (Kiel), Romano Dallai (Siena), Willem Ellis (Amsterdam), le Dr H. Gisin (Genève), Penelope Greenslade (Adelaïde), Bernd Hauser (Genève), Madame Hutasse-Jeannenot (Dijon), Walter Hüther (Bochum), le Dr. Z. Kaszab (Budapest), Adebayo Lasebikan (Ife, Nigeria), Peter Lawrence (Londres), Jose Mari Mutt (Urbana, Illinois), Judith Najt (Toulouse), Josef Rusek (Prague), le Professeur Salmon (Wellington), Andrzej Szeptycki (Cracovie), le Professeur Tuxen (Copenhague), M. M. H. Wallace (Perth).

Monsieur le Professeur Charaud a accepté la lourde tâche d'assurer l'impression de ce long manuscrit. Mme Bertay et Mlle Delamare Deboutteville ont dactylographié le manuscrit, Mme Munoz-Cuevas a participé à l'illustration graphique, Mlle Munsch et Bruno Verrier ont apporté leur collaboration technique à la réalisation des clichés au microscope électronique à balayage.

A l'origine de ce travail, je ne saurai oublier mes parents et mon professeur de sciences naturelles au collège, Monsieur Leroy, qui n'ont cessé de m'encourager tout au long de mes études et de mes recherches.

Enfin, ma femme a contribué pour une grande part à la réussite de ce travail par sa compétence en éthologie, par son expérience des élevages, par les discussions communes et par sa compréhension pendant la longue préparation du manuscrit.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les Collemboles sont des Hexapodes à cutícule peu chitinisée et, à l'intérieur de cette classe, des Aptérygotes, amétaboles, entognathes, à développement protomorphe. Hennig (1969), Tuxen (1970, 1972), Cassagnau (1971), Lauterbach (1972) et Kristensen (1975) s'accordent sensiblement tous pour placer les Collemboles sur le même plan que les Protoures, les Diploures, les Thysanoures et les Ptérygotes. La sous-classe des Collemboles comprend quatre ordres : Poduromorpha, Entomobryomorpha, Symphypleona, fondés sur des critères de morphologie externe et d'anatomie interne, en particulier le complexe rétrocérébral (Cassagnau 1971) et Neelipleona, distincts des Symphypleona par la morphologie et l'ultrastructure de surface (Massoud 1971).

L'ordre des Symphypléones regroupe les Collemboles dont les segments thoraciques et abdominaux ont presque tous fusionné en un tagme viscéral globuleux caractérisé par la prédominance de l'abdomen et par l'absence de fossettes sensorielles abdominales délimitées. Il compte actuellement près de 600 espèces qui, dans leur grande majorité, sont épigées et ont souvent développé des modalités de reproduction complexes.

Les différents domaines d'investigation ont connu des développements très divers. Certaines voies comme l'anatomie interne ou l'écophysiologie sont peu fréquentées car elles exigent une formation et des moyens techniques très particuliers ; les voies les plus fréquentées et les plus anciennes, comme la morphologie et la systématique, présentent pourtant des tares importantes dont, au premier plan, la méconnaissance à peu près totale des caractères des immatures et l'analyse superficielle des caractères des adultes, puis, à un degré à peine moindre, la subjectivité des systèmes taxonomiques due principalement à une connaissance géographiquement trop restreinte du groupe.

Les lignes directrices de ce travail sont le résultat de certaines contingences bien éloignées du sujet initial qui était en principe la biologie des Collemboles Symphypléones. Sujet très vaste, qui s'est très rapidement heurté au problème de la détermination non seulement des genres et des espèces, mais surtout des différents stades du cycle vital d'une même espèce. Ceci a conduit à un premier axe de recherches déjà succinctement traité par Richards (1968) : modification des caractères génériques et spécifiques au cours du développement et détermination aussi sûre que possible de tous les stades du cycle vital. La détermination des adultes posait également d'innombrables problèmes, principalement dus à la variabilité des caractères sexuels secondaires au cours des différents stades adultes ; il était d'autant plus important de connaître cette variabilité que Cassagnau (1963) avait mis en évidence une « neutralisation phénotypique » des sexués chez un pourcentage variable de mâles, et à un degré moindre, de femelles de l'espèce *Bourletiella radula*, en haute altitude dans les Pyrénées, lorsque les conditions abiotiques du milieu, principalement humidité du substrat et température, atteignaient les limites inférieures subléthales pour l'espèce.

La rencontre de l'analyse morphologique et anatomique fine à tous les stades du développement (Betsch 1975) et des compétences de Vannier dans l'étude de la rétention hydrique chez les Microarthropodes (Vannier 1972, 1973, 1974, 1975, 1977) a conduit à la caractérisation par l'écophysiologie des deux phases juvéniles chez *Allacma fusca*, une espèce très évoluée parmi les Symphypléones (Betsch et Vannier 1977). Richards (1968) a également été le pionnier en ce domaine, du moins sur le plan morphologique ; parmi les immatures, il faisait la distinction entre « primary juvenile » (le premier stade) et « secondary juvenile » (les autres stades immatures) par l'armement en tricho-

Source : MNHN, Paris

botbries et par les caractères du rétinacle. Très brièvement et en anticipant un peu, il est nécessaire de justifier ici l'utilisation du terme de « phase » (Betsch 1975 ; Betsch et Vannier 1977) ; chez de nombreux Arthropodes, certaines mues entraînent des modifications de « tout ou rien » (caractères qualitatifs ou de type quantitatif discontinu) ; chez les Acariens, Grandjean (1938) a introduit le terme de « stase » pour désigner les intermues qui diffèrent par de telles modifications, mais cet exemple n'est pas facilement généralisable puisque, dans ce groupe, il existe autant de stases que d'intermues. Ce pourquoi il a semblé préférable de désigner par le terme de « phase » un stade ou un ensemble de stades homogène par ses caractères morphologiques et par sa physiologie.

L'étude du comportement reproducteur était dominée par les travaux de Mayer (1957), Schliwa (1965) et Bretfeld (1969, 1970) sur les Symphypléones d'Europe. Les modalités de la reproduction de la faune européenne n'en étaient pas entièrement connues pour autant, comme l'a récemment prouvé Betsch-Pinot (1976, 1977) ; mais mes missions à Madagascar ne me permettaient pas un travail suivi en Europe et m'ont ouvert par contre le champ resté vierge jusqu'alors de la reproduction chez les genres tropicaux.

Bien qu'elle ait été volontairement limitée au cadre générique, la partie systématique est devenue, par la force des choses, très importante : l'analyse critique des caractères tout au long du cycle vital des espèces, l'expérience acquise au cours des missions à Madagascar, les études sur les stations françaises, en particulier à Brunoy dans le cadre de la R.C.P. 40 puis d'un programme sur l'influence des Microarthropodes dans les processus de biodégradation en pays tempéré (Brunoy) et en zone tropicale (Guyane Française ; programme DGRST), l'observation des matériaux déposés au laboratoire de Brunoy ou mis à ma disposition par certains collègues m'ont permis d'effectuer une révision générique complète de l'ordre dont l'exemple précédent était celle de Richards (1968).

Enfin, trente mois de missions à Madagascar en compagnie de chercheurs de disciplines diverses, en particulier botanistes, et sous la direction exigeante de M. le Recteur Paulian en ce qui concernait les relations faune-biotope, m'ont amené à développer l'apport des Symphypléones à la biogéographie de Madagascar en me référant constamment à la synthèse effectuée par Paulian (1961).

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La récolte des Symphypléones a été effectuée par extraction à sec (Berlese) de la litière, des mousses au sol ou sur les troncs, du sol, par fauchage de la végétation herbacée ou arbustive ; je dois signaler également une méthode vraisemblablement inédite due au hasard de missions communes à Madagascar avec des collègues attirant les Lépidoptères nocturnes à la lampe à vapeur de mercure : leur abri étant placé en milieu herbacé face à un front de forêt, des milliers de Collemboles épigés stricts, en majorité Symphypléones, couvraient parfois la base de la toile de chasse. Sur les rochers, seul l'aspirateur permet d'en collecter la faune. En forêt, la récolte par extraction doit être complétée, pour le niveau litière, par la chasse à vue sous les bois morts afin d'obtenir les grandes espèces qui pourraient être trop peu nombreuses, voire absentes, dans un échantillon moyen de litière. Le matériel de la R.C.P. (Recherche Coopérative sur Programme) N° 40 du C.N.R.S. (Écologie du sol ; responsable, M. le Professeur Delamare Deboutteville) cité en référence dans ce travail est bien connu du point de vue systématique. Par contre, le matériel récolté pendant les missions de la R.C.P. n° 225 du C.N.R.S. (Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache ; responsable, M. le Recteur Paulian) et lors des missions isolées n'a pu être entièrement étudié, étant donné la masse de données recueillies ; les espèces inédites citées en référence ici seront désignées par leur numéro de station correspondant à l'inventaire effectué au Laboratoire d'Écologie : *RCP. Mad. n* pour le matériel de la RCP 225, *Mad. n* pour celui récolté lors de mes autres missions.

Les élevages ont été réalisés dans des cristallisoirs de taille relativement grande dont le substrat est constitué de sol directement apporté de la forêt ou de la prairie avec quelques feuilles et brindilles ou de petites plantes herbacées selon le biotope ; la nourriture est ainsi apportée automatiquement ; l'apport en eau se fait à la pissette. Il convient tout de même de signaler qu'il est presque impossible, sauf cas d'espèces, d'élever les Symphypléones en une suite de générations.

L'observation en microscopie photonique a lieu sur des préparations d'animaux éclaircis au liquide de Marc-André I et montés entiers ou disséqués dans le milieu de Marc-André II.

L'histologie n'a été utilisée que dans sa version la plus simple, c'est-à-dire l'étude topographique, ceci pour avoir une connaissance de l'anatomie fonctionnelle, support d'une étude d'écophysiologie ou des caractères sexuels secondaires. La méthode la plus utilisée est la coloration trichrome d'Herlant 1958, bleu alcyan, bémalun, phloxine. La préparation des échantillons pour observation en microscopie électronique à balayage a été confiée à la technicienne du laboratoire de Brunoy.

Source : MNHN, Paris

CADRE GÉNÉRIQUE DES SYMPHYPLÉONES

Pour faciliter la lecture des trois premiers chapitres, la liste des genres retenus et les synonymies sont fournies dès le début de ce travail ; la justification interviendra au chapitre IV.

— Famille des *Sminthurididae* Börner, 1906.

Genres
- *Sphaeridia* Linnaniemi, 1912.
- *Sminthuridia* Massoud et Betsch, 1972.
- *Yosiides* Massoud et Betsch, 1972.
- *Sminthurides* Börner, 1900. (= *Spinosellina* Palissa, 1964).
- *Stenacidia* Börner, 1906.
- *Jeannenotia* Stach, 1956.
- *Pygicornides* Betsch, 1969.
- *Deboutteville*a Murphy, 1965.
- *Denisiella* Folsom et Mills, 1938.

— Famille des *Spinothecidae* Delamare, 1961.

- *Spinotheca* Stach, 1956.

— Famille des *Arrhopalitidae* Stach, 1956.

- *Arrhopalites* Börner, 1906. (= *Pseudarrhopalites* Stach, 1945).
- *Collophora* Richards *in* Delamare et Massoud, 1964.

— Famille des *Katiannidae* Börner, 1913 *sensu* Stach, 1956.

- *Sminthurinus* Börner, 1901.
- *Zebulonia* Betsch, 1970.
- *Stenognathellus* Cassagnau, 1953.
- *Katiannellina* Delamare et Massoud, 1963.
- *Gisinianus* Betsch, 1977.
- *Katianna* Börner, 1906.
- *Parakatianna* Womersley, 1932 *sensu* Greenslade et Wallace (sous presse) (= *Longkingia*, Salmon, 1946).
- *Pseudokatianna* Salmon, 1944.
- *Polykatianna* Salmon, 1946.
- *Dalianus* Cassagnau, 1969.

— Genres-charnière.

- *Vesicephalus* Richards *in* Delamare et Massoud, 1964.
- *Katiannina* Maynard et Downs *in* Maynard, 1951.

Source : MNHN, Paris

- *Millsurus* Betsch, 1977.
- *Ruseklanna* Betsch, 1977.
- *Papirinus* Yosii, 1954.

— Famille des *Dicyrtomidae* Börner, 1906.

x Tribu des *Ptenothricini* Richards, 1968.

- *Ptenothrix* Börner, 1906.
- *Papirioides* Folsom, 1924.
- *Bothriovulsus* Richards, 1968.

x Tribu des *Dicyrtomini sensu* Richards, 1968.

- *Dicyrtoma* Bourlet, 1842.
- *Dicyrtomina* Börner, 1903.
- *Gibberathrix* Uchida, 1952.
- *Calvatomina* Yosii, 1966.

— Famille des *Sminthuridae* Börner, 1913.

x Sous-famille des *Sphyrothecinae* nov.

- *Neosminthurus* Mills, 1934 *sensu* Richards, 1968.
- *Lipothrix* Börner, 1906
  (= *Delatheca* Salmon, 1964).
- *Parasphyrotheca* Salmon, 1951 *sensu* Salmon, 1964.
- *Afrosminthurus* Delamare et Massoud, 1964.
- *Sphyrotheca* Börner, 1906
  (= *Sminthurotheca* Delamare et Massoud, 1964).

x Sous-famille des *Sminthurinae seasu nov.*

- *Temeritas* Delamare et Massoud, 1963.
- *Richardsitas* Betsch, 1975.
- *Pararrhopalites* Bonet et Tellez, 1947
  (= *Neosphyrotheca* Salmon, 1964).
- *Sminthurus* Latreille, 1804 *sensu* Börner, 1906.
- *Allacma* Börner, 1906.
- *Caprainea* Dallai, 1970.
- *Novokatianna* Salmon, 1944.
- *Disparrhopalites* Stach, 1956.
- *Gisinurus* Dallai, 1970.
- *Austrosminthurus* Delamare et Massoud, 1963.

— Famille des *Bourletiellidae* Börner, 1913.

x Sous-famille des *Bourletiellinae* Börner, 1913.

- *Pseudobourletiella* Stach, 1956.
- *Bourletiella* Banks, 1899 *sensu* Linnaniemi, 1912.
- *Deuterosminthurus* Börner, 1901 *sensu* Gisin, 1960.
- *Heterosminthurus* Stach, 1955.
- *Prorastriopes* Delamare, 1947
  (= *Andiella* Stach, 1955
  = *Fasciosminthurus* Gisin, 1960).
- *Bourletides* Betsch et Massoud, 1972.
- *Nasosminthurus* Stach, 1955.

Source : MNHN, Paris

- *Massoudia* Betsch, 1974.
- *Bovicornia* Delamare, 1947.
- *Kaszabellina* Betsch, 1977.
- *Corynephoria* Absolon, 1907.
- *Aneuempodialis* Stach, 1955.
- *Rastriopes* Börner, 1906.
- *Stenognathriopes* Betsch et Lasebikan, 1979.

x Sous-famille des *Parabourletiellinae* Betsch, 1974.

- *Parabourletiella* Betsch, 1975.
- *Bourletiellitas* Betsch, 1974.
- *Paulianitas* Betsch, 1977.
- *Anjavidiella* Betsch, 1974.
- *Vatomudiella* Betsch, 1974.

N.B. Dans la famille des Katiannidae, le genre *Metakatianna* Denis, 1933 a été supprimé puisqu'il ne comprenait que le premier stade d'espèces des genres *Katianna*, *Sminthurinus*, *Pseudokatianna*, ... (Betsch 1977). Son génèrotype, *M. puella*, ne peut être attribué de manière absolument certaine à un genre et il n'est donc pas possible d'indiquer la synonymie ; pour cette raison, le terme de *Metakatianna* sera utilisé dans le premier chapitre lors de l'analyse de caractères particulièrement visibles au premier stade de certains Katiannidae décrits sous ce nom de genre.

Source : MNHN, Paris

Première Partie

LES CARACTÈRES PHÉNOTYPIQUES NON LIÉS AU SEXE ET LEUR DÉVELOPPEMENT

Seuls seront envisagés ici les caractères qui ne sont pas concernés par un dimorphisme sexuel. Certains d'entre eux peuvent occasionnellement constituer un caractère sexuel secondaire (mucron de *Jeannenotia*, chétotaxie dorsale de *Denisiella* ou de *Jeannenotia* par exemple) ; ils seront traités d'une manière générale dans ce chapitre et, pour les exceptions, dans le chapitre II.

I. — LA SEGMENTATION

Le terme de « Symphypléone » désigne un Collembole dont certains segments thoraciques et abdominaux sont élargis et soudés en une masse sensiblement globuleuse appelée généralement « grand abdominal ». Il va sans dire que ce terme présente surtout un avantage pratique, étant donné que le grand abdominal est hétérogène et composé de certains segments thoraciques et de certains segments abdominaux. De plus, le grand abdominal ne contient pas toujours le même nombre de segments thoraciques ou abdominaux ; ceci est vrai pour les adultes, mais également pour d'autres stades au cours du développement de certains genres. Le terme de « petit abdominal » est réservé à un (segment anal = Abd. VI) ou deux (segment anal + segment génital = Abd. VI + Abd. V) segments non élargis et formant une sorte de croupion.

A. — Généralités sur la segmentation des Collemboles.

Les Collemboles sont composés de 9 segments postcéphaliques dont 3 segments thoraciques, Th. I, Th. II et Th. III portant les trois paires de pattes P_1, P_2 et P_3, et 6 segments abdominaux désignés par Abd. I à Abd. VI ; chez les Arthropléones, les segments sont d'un diamètre sensiblement égal et il n'existe très souvent pas de coalescence entre deux segments.

Les Poduromorphes représentent l'état fondamental de la segmentation des Collemboles : tous les segments sont développés et portent des soies sur leur face dorsale ou tergale.

Les Entomobryomorphes représentent le premier état dérivé du type fondamental : Th. I ne présente aucune soie et, souvent, il est télescopé sous Th. II ; selon Carpentier confirmé par Denis

Source : MNHN, Paris

1949, Tb. *I* est en fait soudé à Th. II. Au maximum, les deux ou trois derniers segments abdominaux peuvent se souder. Chez les Isotomides, les segments postcéphaliques, à l'exception de Th. I, ont un développement sensiblement identique tandis que le segment abdominal IV des Entomobryens est en général beaucoup plus étendu que les autres segments.

B. — La segmentation des Symphypléones

Les Néélipléones et les Symphypléones représentent le deuxième état dérivé du type fondamental. Certains segments thoraciques et abdominaux acquièrent un diamètre supérieur aux autres et se soudent entre eux. Chez les Néélipléones, les segments thoraciques occupent une grande partie du grand abdominal alors que, chez les Symphypléones, ce sont les segments abdominaux qui forment l'essentiel du grand abdominal. Cette prédominance des segments thoraciques, les caractères ultrastructuraux de la cuticule et l'organisation sensorielle ont amené Massoud (1971) à séparer les Neelidae des Symphypléones.

Le prothorax des Symphypléones ne porte jamais de soie ; comme de nombreux auteurs l'ont déjà noté, les Symphypléones partagent ce caractère avec les Entomobryomorphes, ce qui montre que ces deux groupes ont un ancêtre commun. L'intersegment tête-Th. I subsiste mais est souvent télescopé à l'arrière de la tête. Typiquement, trois trichobothries sont implantées au milieu du groupe Abd. II à IV, une quatrième trichobothrie sur Abd. V.

Les Symphypléones sont communément considérés comme ayant leur grand abdominal composé des Th. II et Tb. III, Abd. I à Abd. IV, parfois également de l'Abd. V (*Sminthurinus* groupe *aureus*, *Collophora*, Dicyrtomides) ; le Th. I forme le « cou » qui est rétréci. En fait, cette vue est très simpliste et les variations sont plus nombreuses ; de plus, il n'existe pas un seul, mais trois cas typiques de segmentation (Fig. 1).

1. *Les trois cas typiques de segmentation.*

a) Grand abdominal = Th. I + II + III, Abd. I + II + III + IV.

Chez les Sminthurididae et Spinothecidae, le grand abdominal est constitué des trois segments thoraciques et des quatre premiers segments abdominaux. De ce fait, la trichobothrie D se trouve sur le petit abdominal. L'intersegment tête — Th. I est bien développé. C'est sur cet intersegment que se trouve l'appendice nucal de *Spinotheca*.

b) Grand abdominal = Th. II + III, Abd. I + II + III + IV.

Ce cas, assez général, se rencontre chez les Arrhopalitidae à l'exception de *Collophora*, les Katiannidae à l'exception des *Sminthurinus* du groupe *aureus* et des *Stenognathellus* du groupe *polygonalis* (Betsch 1977), les *Bourletiellidae*, les Sminthuridae sauf certains *Pararrhopalites*. Ici également, la trichobothrie D se trouve sur le petit abdominal.

c) Grand abdominal = 1/2 Tb. II, Th. III, abd. I + II + III + IV + V.

C'est le cas des Dicyrtomidae, à l'exception du premier stade. A l'éclosion, le grand abdominal a, de profil, une allure en fuseau et Tb. II paraît en faire partie, mais avec une dépression dorsale nette entre Th. II et Th. III. Aux stades suivants, la partie postérieure de Th. II et celle de Th. III se dilatent et marquent le début du grand abdominal ; Th. I, sans soie, et la moitié antérieure de Th. II, avec deux paires de soies dorsales, forment, avec l'intersegment tête-Tb. I bien développé, la région du cou (Fig. 2, C). A l'arrière du corps, seul Abd. VI représente le petit abdominal ; la trichobothrie D, lorsqu'elle existe, se trouve placée sur l'Abd. V, dans le grand abdominal. Chez les Dicyrtomini *sensu* Richards, Abd. V est très étendu vers l'avant, au moins latéralement ; ce problème sera précisé plus loin.

Source : MNHN, Paris

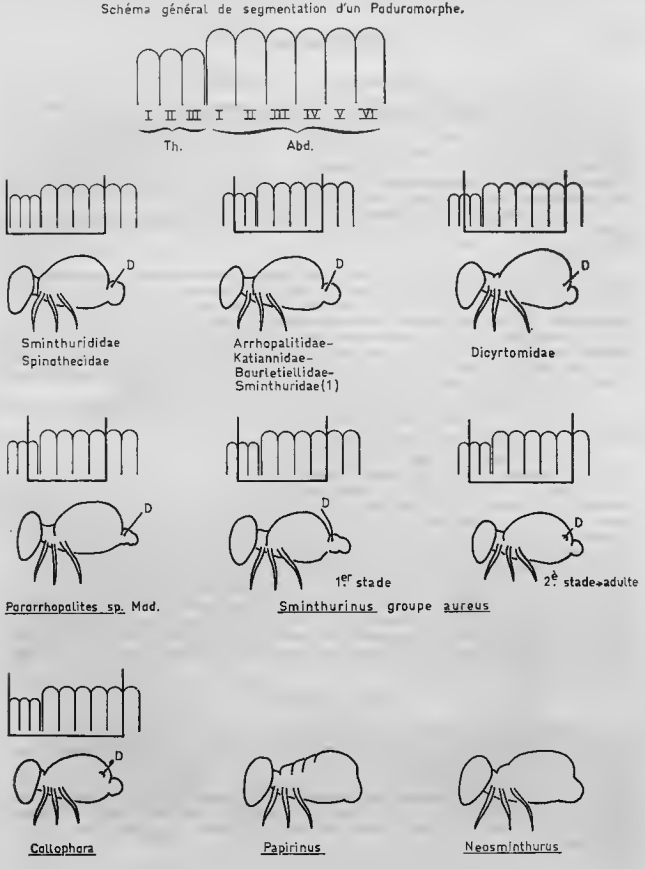

Fig. 1. — Les différents types d'association de segments thoraciques et abdominaux chez les Symphypléones.

(1) sauf *Collophora* parmi les Arrhopalitidae, *Sminthurinus* groupe *aureus*, *Stenognathellus* groupe *polygonalis* et *Parakatianna* parmi les Katiannidae et certains *Pararrhopalites* parmi les Sminthuridae.

Source : MNHN, Paris

2. *Cas particuliers de segmentation.*

La figure 1 montre quelques variations des types de segmentation limitées à un genre ou à un groupe d'espèces. Les *Pararrhopalites* de Madagascar représentent le cas de fusion le moins complet chez les Symphypléones (*Papirinus* mis à part) puisque le grand abdominal ne comprend que Th. III et Abd. I à IV ; Th. II est d'un diamètre réduit et forme le cou avec Th. I. Chez *Parakatianna*, le grand abdominal est composé de Th. II + III et d'Abd. I à V. Le genre *Collophora* constitue le cas le plus complet de fusion des segments postcéphaliques puisque seul Abd. VI n'est pas inclus dans le grand abdominal et ceci à tous les stades du développement postembryonnaire.

Deux cas particuliers de segmentation sont remarquables par leur intérêt sur le plan de la phylogénie.

a) *Papirinus*

C'est le plus étrange et le plus archaïque Symphypléone actuellement connu pour deux raisons : tout d'abord, le grand abdominal, vu de profil, est presque fusiforme et non pas globuleux ; de plus, Th. I, Th. II, Th. III, Abd. I et Abd. II ne sont pas soudés entre eux en face dorsale, montrant des décrochements très nets entre segments de diamètre croissant de Th. I à Abd. II, Th. I formant tout de même nettement le cou. Ces décrochements correspondent aux faisceaux musculaires bien individualisés par segment, mais ne se retrouvent pas plus profondément, au niveau de l'intestin par exemple. Le petit abdominal (Abd. V + VI) ne montre pas de limite nette avec le grand abdominal, mais il existe tout de même une inflexion dans la courbe dorsale à ce niveau (Betsch 1974).

Le genre *Neosminthurus* semble être le stade d'évolution suivant puisque le grand abdominal ne montre plus qu'une seule inflexion entre Th. II et Th. III.

b) *Sminthurinus* groupe *aureus* et *Stenognathellus* type *polygonalis*.

Le grand abdominal est formé de Th. II + III et Abd. I + II + III + IV + V, la trichobothrie D se trouvant insérée sur une papille à l'arrière du grand abdominal.

Le premier stade de *Sminthurinus aureus* mérite une attention toute particulière. Lors de la détermination des populations du genre *Sminthurinus* en forêt à Brunoy, *S. aureus*, d'après le schéma donné ci-dessus, n'était représenté que par des individus allant du deuxième stade aux stades adultes ; les individus du premier stade appartenaient tous au groupe *niger*, mais l'espèce *S. niger* n'était connue par aucun autre stade jeune ni aucun stade adulte dans cette station. *Sminthurinus aureus*, mis en élevage, donnait toujours un premier stade du type *niger*, c'est-à-dire à grand abdominal formé de Th. II à Abd. IV, la trichobothrie D se trouvant sur le petit abdominal ; après la première mue, les individus étaient de type *aureus* (Fig. 2, A et B). Ainsi, le premier stade de *Sminthurinus* est toujours du type *niger* mais, à partir du deuxième stade, le genre se scinde en deux groupes, *niger* qui conserve le même schéma de segmentation, et *aureus* dont le grand abdominal absorbe l'Abd. V. Il est possible que le même phénomène existe dans le genre *Stenognathellus* pour les deux groupes *denisi* et *polygonalis* (Betsch 1977).

C. — Conclusion.

Les Symphypléones présentent tous une coalescence plus ou moins complète des segments thoraciques et abdominaux. En partant du schéma de segmentation des Entomobryomorphes, cette coalescence a dû débuter par les segments abdominaux II à IV, ce qui est encore visible chez *Papirinus* en face dorsale, et s'est poursuivie chez les Dicyrtomides et *Pararrhopalites* jusqu'à Th. III, puis généralement jusqu'à Th. II, parfois même jusqu'à Th. I (Sminthuridídae et Spinothecidae) vers l'avant, et souvent jusqu'à Abd. V vers l'arrière. L'ontogenèse du groupe *aureus* parmi les *Sminthurinus* apporte la preuve de l'évolution de la condensation des segments postcéphaliques chez les Symphypléones.

Source : MNHN, Paris

II. — LE TÉGUMENT ET LE SYSTÈME TRACHÉEN

Le tégument a plusieurs rôles ; le but de ce travail n'est pas d'exposer sa structure ni les phénomènes qui ont lieu au niveau de cette surface d'échange, mais de voir comment le tégument est variable, non seulement dans les différents groupes de Symphypléones, mais également au cours du cycle vital d'un animal, en relation avec ses échanges d'air et d'eau avec le milieu ambiant.

Ce dernier point, les échanges gazeux et hydriques, nous entraîne à considérer également le système trachéen qui est une invagination du tégument. Ce système trachéen est pair, sans appareil occluseur.

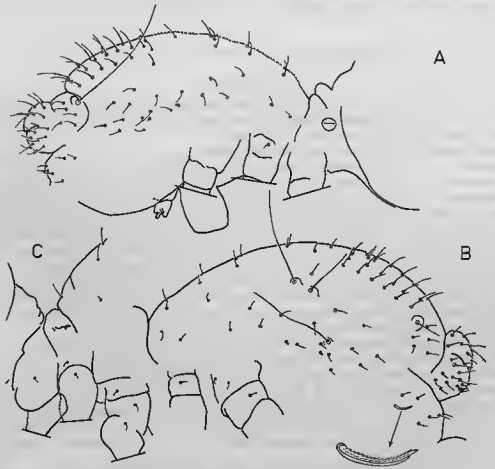

FIG. 2. — Types d'association de segments thoraciques et abdominaux chez *Sminthurinus aureus* au premier stade (A) et au deuxième stade (B) et chez *Dicyrtoma fusca* (C).

Source : MNHN, Paris

En effet, l'ultrastructure du tégument et le développement du système trachéen sont liés. L'ensemble — caractéristiques du tégument, système trachéen et propriétés physico-chimiques de l'hémolymphe — conditionne l'écologie des Collemboles, principalement du point de vue de la rétention de l'eau ; or, l'on sait son importance pour ce groupe. Il se trouve que certaines familles présentent des adaptations du tégument et ont également développé un système de trachées très étendu ; elles comprennent les Symphypléones ayant le plus colonisé le milieu aérien. Or, l'étude du développement de leurs représentants montre que leur tégument et l'extension de leurs trachées ne sont pas toujours identiques au cours d'un cycle vital : le premier stade montre des différences remarquables avec tous les stades suivants au point qu'il ne répond même pas, chez *Allacma*, à la définition du genre.

Pour la partie descriptive de l'ultrastructure de surface du tégument de l'adulte au microscope électronique à balayage, je me référerai aux travaux de Hale et Smith (1966), Massoud (1969), Dallai (1970, 1971, 1972), Lawrence et Massoud (1973) et à quelques clichés publiés ou inédits réalisés par moi-même. L'étude des transformations du tégument au cours du cycle vital est due à mes recherches personnelles.

Le système trachéen a été observé depuis fort longtemps, en particulier par Willem (1900) ; il ne sera vu ici que l'allure générale de ce système selon les différents groupes de Symphypléones et ses modifications au cours du cycle vital, en fonction des transformations du tégument.

A. — Ultrastructure de l'épicuticule du tégument.

1. *Généralités.*

L'épicuticule du tégument des Collemboles est constituée d'une base lisse ornementée de grains reliés par des connexions. Les grains peuvent être diversement développés et l'observation au microscope photonique ne permet pas d'en saisir tous les détails.

Noble-Nesbitt (1963), dans son étude sur l'ultrastructure de la cuticule du Poduromorphe *Podura aquatica* observé au microscope électronique à transmission, a dénommé « minor tubercle » les grains élémentaires et « major tubercle » les associations de grains élémentaires plus ou moins déformés et constituant des monticules. Hale et Smith (1966) ont donné les premières images de ces deux types d'ornementation au microscope électronique à balayage, principalement chez le Poduromorphe *Onychiurus scotarius* et ont conservé les termes utilisés par Noble-Nesbitt. Sans faire référence à cette terminologie, Massoud (1969) proposait les termes de « grain primaire » pour les grains élémentaires et de « grain secondaire » pour les associations de grains primaires. Du point de vue éthymologique, ni les termes de « minor » et « major », prioritaires, ni ceux de « primaire » et « secondaire » ne sont corrects ; mais j'estime inutile de proposer de nouveaux termes (le mieux aurait été de s'en tenir au langage courant : grains élémentaires et composés) et conserverai les termes de « primaire » et « secondaire », leur usage étant courant dans les publications en langue française.

Les grains primaires triangulaires présentent trois connexions avec les grains voisins et s'inscrivent donc naturellement dans un réseau hexagonal, aux sommets des hexagones. Souvent, le grain primaire est carré et présente quatre connexions ; par hypothèse de Lawrence et Massoud (1973), il pourrait provenir de la contraction de deux grains voisins. Parfois, on observe des grains polygonaux à connexions plus ou moins nombreuses et la contraction de plusieurs grains paraît alors très probable. Enfin, on peut observer une fusion des grains primaires avec les connexions donnant des parois plus ou moins élevées sur la base hexagonale ou sur une base très irrégulière, en particulier chez certains Symphypléones.

La notion de grain secondaire est liée à deux phénomènes : la déformation, généralement par hypertrophie, de certains grains et leur association pour former un tubercule plus ou moins élevé. Ces grains secondaires sont bien visibles au microscope photonique ; ils se détachent sur le fond de grains primaires. L'exemple le plus typique s'observe chez les Poduromorphes Hypogastruridae, par exemple, et surtout chez *Neanura* où les tubercules peuvent être très élevés : les grains situés au sommet sont les plus hypertrophiés. Les grains secondaires sont très fréquents chez les Symphypléones, mais, chez les Entomobryomorphes, le tégument est constitué uniquement de grains primaires.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

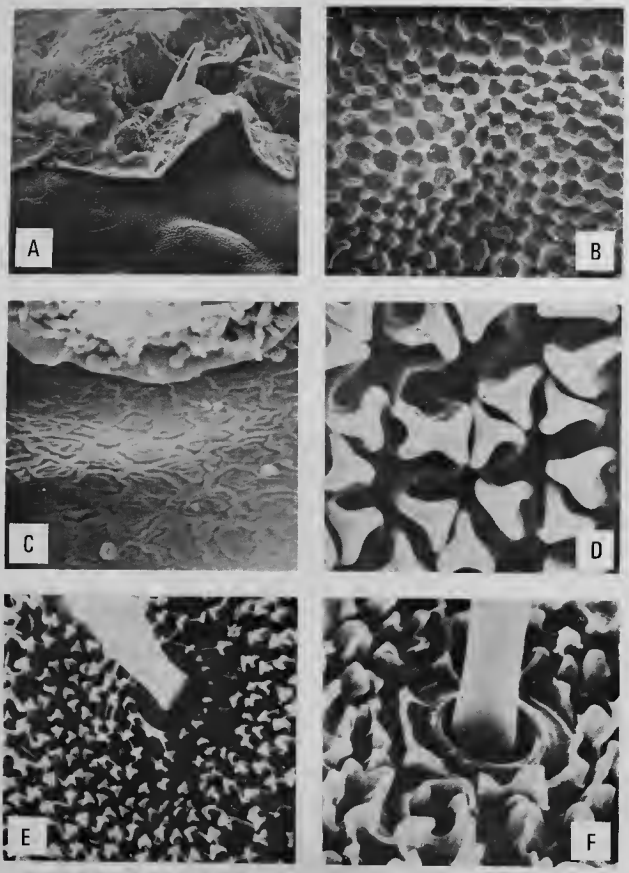

Fig. 3. — Quelques types d'ornementation épicuticulaire. — A, *Papirinus ankaratrensis*, grand abdominal (explications dans le texte, × 670). — B, *Sminthurus musicolus*, tête, région frontale (× 3 650). — C, *Allacma fusca*, immature au quatrième stade ; tégument dorsal en arrière de la glande postérieure (× 7 300). — D, *Vatomadiella pauliani*, grand abdominal (× 14 000). — E et F, *Sminthurus viridis*, au premier et au deuxième stades ; tégument dorsal et embase d'un macrochète (× 6 100).

...AL DU
...USEUM
...ARIS

Source : MNHN, Paris

Un arrangement tertiaire des grains a même été observé chez le Poduromorphe *Tetrodontophora bielaneneis* : les grains secondaires très proéminents sont disposés en lignes arquées, donnant l'impression d'un revêtement d'écailles (Massoud et Betsch 1973 ; Dallai 1973).

Rappelons que les Néélipléones ont un tégument très original, avec, en particulier, des grains détachables (Massoud 1971).

2. *Le tégument des Symphypléones adultes.*

Comme l'ont souligné Lawrence et Massoud (1973), il existe cinq ou six types d'ornementation épicuticulaire sur les différentes parties d'un même animal (sans compter les variations dues à l'angle de vue).

a) *Le grain primaire, triangulaire ou carré.*

Pratiquement aucun Symphypléone n'est recouvert dans sa plus grande partie uniquement par des grains primaires. Généralement, la partie dorsale du grand abdominal et, souvent, la tête présentent des grains secondaires. Sur un animal dont la cuticule montre de grandes plages de grains secondaires, le réseau de grains uniquement primaires se situe généralement au moins sur la région clypéale, Th. I, les pattes et les griffes (à l'exception de la tunique et des ourlets des lamelles), la furca, le mucron, les zones sensorielles (embases des trichobothries, extrémité postérieure de l'article antennaire III, tout l'article antennaire IV), la face ventrale de l'animal et, sur le segment anal, la zone à l'intérieur des soies circumanales.

Il existe deux cas de grains primaires originaux, circulaires et dont les interconnexions sont tellement raccourcies qu'on ne peut pratiquement pas les voir : l'ocelle dans l'ensemble du groupe et, partiellement, le tégument dorsal de *Papirinus*.

Le problème du tégument à grains primaires sur les zones intéressées par un dimorphisme sexuel secondaire sera traité au chapitre II.

b) *Les structures dérivées d'un hexagone ou d'un carré à grains primaires.*

Trois types dérivés du schéma hexagonal fondamental à 6 grains primaires peuvent être considérés :

— Les connexions et les grains primaires sont toujours bien individualisés, mais les grains primaires ont subi une surélévation et une torsion sur eux-mêmes ; le sommet des grains est élargi tandis que les connexions sont devenues sinueuses, raccourcissant ainsi la distance entre les grains (Fig. 3, D, chez *Vatomadiella pauliani*).

Vu de dessus, le système est toujours hexagonal, très serré ; les sommets des grains sont à une certaine distance de la base des hexagones. Ce type d'ornementation épicuticulaire caractérise de nombreux Bourletiellidae dont les représentants sont épigés et ont souvent colonisé le milieu strictement aérien (strate herbacée, sols nus, ...) ; il semble constituer une barrière certainement très efficace contre la déperdition en eau : en effet, la base de l'épicuticule est ainsi surmontée d'une couche emprisonnant une atmosphère à saturation que les turbulences de l'air ambiant auraient beaucoup de difficulté à éliminer ; l'observation de *Bourletiella*, *Deuterosminthurus*, *Vatomadiella* et *Anjavidiella* en plein soleil ou la présence d'un genre spécial au désert de Gobi, *Kaszabellina*, à grains particulièrement surélevés, permet du moins de le supposer.

— Certains grains fusionnent entre eux sur un hexagone : sur l'Ant. IV d'*Allacma fusca* (Lawrence et Massoud 1973), le petit abdominal d'*Allacma fusca* (Dallai 1970) et de *Sminthurus viridis* (Lawrence et Massoud 1973) et la tête de *Sminthurus musicolus* (Fig. 3, B).

— Les connexions et les grains primaires fusionnent et, de ce fait, les grains ne sont plus individualisés. On observe une grande variété dans ce type d'ornementation épicuticulaire allant de l'hexagone régulier à connexions de hauteur uniforme comme sur la moitié basale de l'Ant. III d'*Allacma fusca* (Lawrence et Massoud 1973) au polygone irrégulier sur la tête des *Sminthurus* et d'*Allacma* (Dallai 1970) et surtout sur la partie postérieure du grand abdominal d'*Allacma fusca* (Lawrence et Massoud 1973) où il existe même de grandes plages entièrement ridées.

Source : MNHN, Paris

Le genre *Allacma* présente certainement la plus grande variété de types d'ornementation épicuticulaire (Fig. 4). On remarquera que la face dorsale et les faces latérales (à l'exception de Abd. VI où le grain primaire typique caractérise une zone intéressée par le dimorphisme sexuel) présentent un tégument très épais et profondément modifié. Th. I semble contredire cette affirmation mais l'observation d'animaux vivants montre que ceux-ci ont le cou engoncé, ce qui permet de ne pas découvrir cette partie du corps. La face ventrale et, en particulier, la gouttière où se loge la furca au repos présentent un tégument mince et à grains primaires typiques ; la partie inférieure de l'animal ne renferme qu'un tissu extrêmement lâche qui semble être une réserve de liquide interne ; cette zone ventrale se trouve presque au contact du substrat, dans la couche à saturation qui le recouvre (Betsch et Vannier 1977).

Sur les segments abdominaux I à IV de nombreux *Sminthurus*, les connexions s'élèvent en lame, formant comme une paroi. L'importance de cette modification est très inégale à l'intérieur du genre *Sminthurus*, tant en ce qui concerne la tête que le grand abdominal. *S. muscicolus* est certainement le représentant du genre dont le tégument est le moins modifié : sur la tête, les grains primaires sont parfaitement individualisés ; sur le grand abdominal, le tégument est à grains primaires typiques dans le tiers antérieur, légèrement modifiés au niveau des trichobothries alors que l'ornementation classiquement connue chez *S. viridis* n'apparaît ici qu'à l'arrière du tagme viscéral. Cette faible modification du tégument est certainement à mettre en relation avec le biotope relativement protégé de cette espèce de Mongolie du Nord, les mousses sur la base des troncs d'arbre en forêt tempérée, ce qui constitue un biotope inhabituel pour un *Sminthurus*. Chez d'autres espèces comme *S. pardalinus*, également de Mongolie, le réticule est à cellules très larges et à paroi basse dans la moitié antérieure du corps alors que la moitié postérieure est caractérisée par un système de rides (Betsch 1977). Dans les genres *Sminthurus* et *Allacma*, le tégument dorsal est très épais et les macrochètes sont insérés au fond de « puits », au niveau de la base de la couche prismatique. Chez *Allacma fusca*, en coupe histologique, on distingue une épaisse couche hyaline homogène externe et une couche prismatique interne d'épaisseur identique (Willem 1900 ; Betsch et Vannier 1977) ; de plus, une couche cireuse *s. l.* recouvre le tégument dorsal et son élimination par des vapeurs de solvant organique entraîne une augmentation considérable du flux d'évaporation corporelle (Vannier 1973).

c) *Le grain secondaire.*

Il s'agit de tubercules résultant de la déformation de certaines zones, assez régulièrement réparties, du réseau primaire (Hale et Smith 1966 ; Massoud 1969).

Comme ce type d'ornementation est très commun chez les Symphypléones, nous indiquerons simplement les grandes zones intéressées et certaines structures particulières à des genres définis. Les grains secondaires sont présents principalement sur les faces dorsale et latérales supérieures du grand abdominal et sur la tête principalement selon une large bande médiane faciale. Ils sont généralement de taille modeste, comparés à ceux de *Neanura* par exemple.

Les grains secondaires existent dans toutes les familles de Symphypléones. Ils sont de forme et de structure variables et il n'est pas question d'en dresser l'inventaire ; dans quelques rares cas, un type particulier de grain secondaire peut caractériser un genre comme par exemple « l'organisation en gerbes » (« girandolewise organization ») dans le genre *Caprainea* (Dallai 1970).

d) *Dispositifs particuliers.*

Les zones d'insertion musculaire sur le grand abdominal désorganisent entièrement l'architecture de l'épicuticule du tégument. A ces endroits, le grain paraît généralement primaire, mais chez *Papirinus* par exemple, la plage est occupée par des grains allongés, contournés, imbriqués les uns dans les autres (Lawrence et Massoud 1973) ; cette dernière organisation est générale sur l'arrière du grand abdominal de *Parabourletiella*, chez les deux sexes (Betsch 1975).

Chez *Papirinus*, aucune ornementation n'est visible sur le corps de l'animal parce qu'il est recouvert d'une couche d'origine inconnue, décollée du tégument et qui agglomère toutes sortes de particules organiques ou minérales, spores, hyphes, minuscules parcelles de feuilles mortes, ... (Betsch

Source : MNHN, Paris

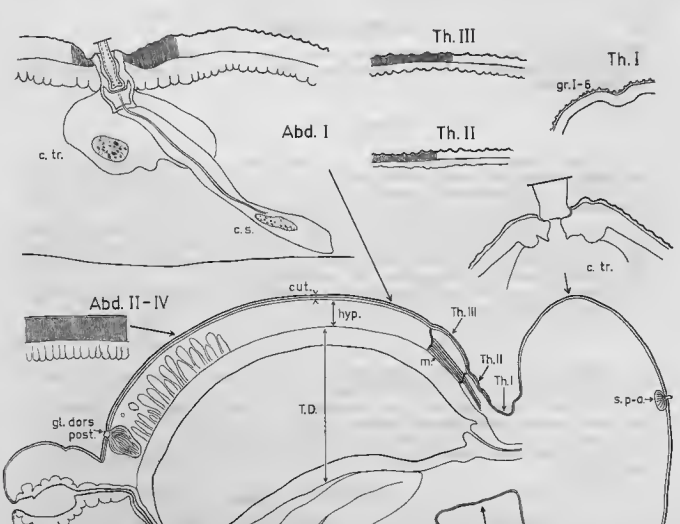

FIG. 4. — Variabilité de la structure du tégument chez *Allacma fusca* en deuxième phase juvénile et chez l'adulte. Coupe histologique chez une femelle adulte ; coloration trichrome de Herlant : bleu Alcyan, hématun, phloxine. Au centre, organisation générale respectant exactement l'extension des différents tissus (échelle des 500 µm) ; tout autour, détails de la structure du tégument selon les localisations (échelle des 50 µm). (D'après BERSCH et VANNIER 1977).

Source : MNHN, Paris

1974 ; Fig. 3, A) ; ce n'est qu'en enlevant cette pellicule à l'aide d'une minutie ou aux ultrasons que l'on peut voir l'épicuticule du tégument dorsal. Ellis (1974) a signalé un phénomène analogue chez un *Neosminthurus*.

B. — L'appareil trachéen de l'adulte.

Le genre *Actaletes* (Entomobryomorphe) et les Symphypléones sont les seuls groupes de Collemboles ayant développé des trachées. Denis (1949) indiquait que les deux stigmates se situaient, non pas dans la tête, mais dans la région collaire ; cette région est souvent télescopée à l'arrière de la tête et les stigmates donnent l'impression de s'ouvrir entre la tête et le prothorax.

Typiquement, chez les Symphypléones dont le système trachéen est bien développé, chacun des deux stigmates, sans mécanisme d'occlusion et situé à l'arrière de la tête, se prolonge vers l'avant sur une courte distance par un tronc épais qui se ramifie en une branche dans la tête et en un gros tronc vers le grand abdominal ; les deux réseaux sont indépendants.

Le développement du système trachéen est très variable selon les familles et même, à l'intérieur d'une des familles, selon les genres (Fig. 5).

1. — *Système trachéen absent.*

D'après Stach (1957), les Dicyrtomides étaient réputés ne pas posséder de système de trachées ; ceci n'est pas tout à fait exact : il est rudimentaire.

Par contre, les Arrhopalitidae et les Katiannidae ne semblent pas présenter de système trachéen même rudimentaire. Dans les deux familles, la région collaire, au niveau de l'intersegment tête — Th. 1, porte une paire de sortes de boutonnière à pli transversal non percé, mais je n'ai pu trouver, ni à cet endroit, ni à l'arrière de la tête, le moindre rudiment de trachée, à l'exception, peut-être, d'*Arrhopalites sericus*.

2. — *Système trachéen rudimentaire.*

Il s'agit uniquement, dans ce cas, d'une invagination plus ou moins longue dans la tête qui ne se ramifie jamais. Ce rudiment est présent chez les Sminthurididae, *Papirinus* où l'on observe très bien le revêtement interne de cette invagination constitué de grains tégumentaires assez gros, les Dicyrtomides et, chez les Sminthuridae, *Neosminthurus*, *Lipothrix lubbocki*, *Temeritas sp.* de Madagascar, *Richardsitas*, *Pararrhopalites sp.* (RCP Mad. 123) de Madagascar et *Caprainea*.

3. — *Système trachéen uniquement céphalique.*

C'est le cas observé chez *Sphyrotheca madagascariensis* et *Sph. sp.* de Madagascar (RCP. Mad. 1062), où le tronc initial se prolonge dans la tête par un réseau très ramifié, mais ne donne aucun tronc postérieur. Toutes les trachées sont soulignées, à l'intérieur de la tête, par du pigment.

4. — *Système trachéen céphalique et abdominal.*

Ce système complet caractérise les Bourletiellidae et les Sminthuridae de la série *Sminthurus*, *Allacma*. Le tronc initial se subdivise en un réseau céphalique très dense et un gros tronc postérieur qui se divise en une branche supérieure et une branche inférieure. C'est ici qu'intervient entre ces deux familles, une variante, déjà signalée par Davies (1927) :

— sans chiasma au niveau du prothorax : Bourletiellidae. Le tronc inférieur alimente, entre autres, les trois paires de pattes ;

— avec chiasma au niveau du prothorax : *Sminthurus*, *Allacma*. Le tronc inférieur alimente les P_2 et P_3 ; la trachée se dirigeant vers une P_1 est une branche du réseau céphalique du côté opposé.

Source : MNHN, Paris

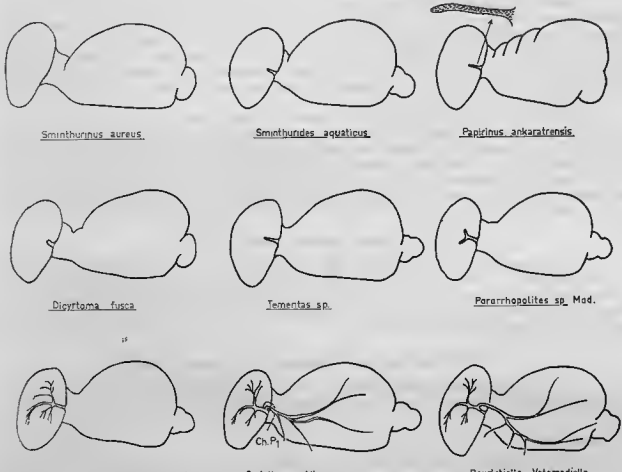

FIG. 5. — Le système trachéen chez l'adulte de quelques Symphypléones.

Source : MNHN, Paris

C. — Évolution du tégument et du système trachéen au cours du cycle vital.

Cette évolution, souvent parallèle, atteint des degrés très divers.

1. — *Évolution faible du tégument et du système trachéen.*

Chez les Sminthurididae, il n'existe pas de différence notable de l'ornementation de l'épicuticule et du développement du système trachéen entre le premier stade et les stades ultérieurs.

Chez les Arrhopalitidae, les Katiannidae, les Dicyrtomidae, *Lipothrix lubbocki* et *Temeritas sp.* de Madagascar, le tégument voit son ornementation se modifier lors de la première mue : au premier stade, le corps est recouvert de grains primaires seuls (*Collophora, Sminthurinus*) ou avec quelques grains secondsaire espacés (*Arrhopalites*, Dicyrtomidae) ; au deuxième stade, les grains secondaires voient leur proportion augmenter par rapport aux grains primaires jusqu'à les remplacer parfois totalement en faces dorsale et latérales. Le système trachéen par contre n'évolue pas lors de la première mue.

Une mention spéciale doit être toutefois accordée au genre *Papirinus* dont le système trachéen ne se modifie pas entre les stades 1 et 2, mais dont le tégument subit une transformation relativement importante : au premier stade, l'animal est presqu'entièrement recouvert d'un réseau de grains primaires carrés mais ne présente pas le revêtement décollé du tégument qui caractérise le genre à partir du deuxième stade seulement. Ce n'est qu'après la première mue que l'ornementation épicuticulaire est conforme à celle de l'adulte et qu'une couche externe décollée du tégument agglomère des particules diverses (Fig. 3, A).

2. — *Évolution sensible du réseau trachéen.*

Chez *Sphyrotheca sp.* de Madagascar (RCP. Mad. 1062), l'ornementation épicuticulaire de la face dorsale passe d'un réseau quadrangulaire de grains primaires au premier stade à un système à grains secondaires au deuxième stade. Parallèlement, le réseau trachéen qui n'est constitué que de deux trachées rectilignes à l'éclosion devient un système céphalique très ramifié dès le deuxième stade où il atteint l'extension décrite chez l'adulte.

3. — *Évolution importante du tégument et du système trachéen.*

Chez les Bourletiellidae et chez certains genres de Sminthuridae, le tégument et le système trachéen subissent parallèlement une évolution importante lors de la première mue postembryonnaire.

a) *Bourletiellidae.*

Chez *Bourletiella* ou chez *Vatomadiella*, au premier stade, le grand abdominal est recouvert de grains primaires triangulaires non modifiés ; le système trachéen est pratiquement aussi étendu et ramifié chez le premier stade de *Vatomadiella* que chez le deuxième stade ; par contre, chez *Bourletiella hortensis*, les pattes ne sont pas desservies par des trachées au premier stade. Au second stade, chez tous les Bourletiellidae dont j'ai pu étudier le développement, le schéma fondamental du système trachéen est en place ; à ce stade, les grains primaires sont à peine modifiés puis, à partir du troisième stade, bien que restant toujours en réseau hexagonal, ils s'élèvent et se torsadent. Par la suite, le système trachéen ne subit plus que des modifications de détail : fines ramifications supplémentaires, diamètre des troncs principaux.

b) *Sminthuridae.*

Le développement des caractères du tégument et du système trachéen a été observé dans deux genres très évolués de cette famille, *Sminthurus* et *Allacma*.

— *Sminthurus viridis* : le premier stade ne présente sur toute sa surface qu'un réseau hexagonal de grains primaires. Dès le deuxième stade, les grains primaires ne subsistent plus que sur Th. II,

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

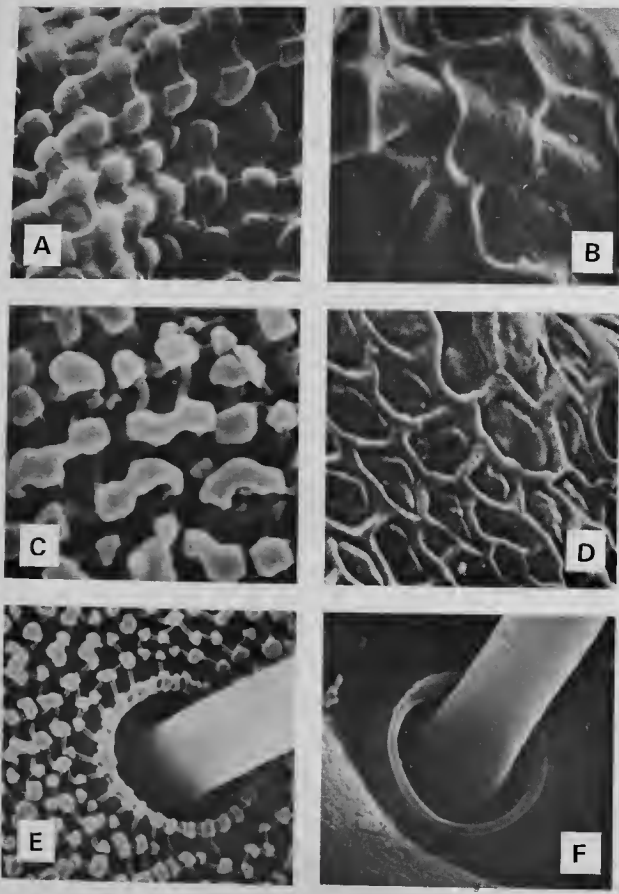

Fig. 6. — Modifications du tégument d'*Allacma fusca* entre la première phase juvénile (A, C, E) et la deuxième phase juvénile (B, D, F). — A et B, tégument du sommet de la tête, respectivement en première et en deuxième intermue — C et D, tégument dorsal au sommet du grand abdominal, aux deux mêmes stades. — E et F, embase d'un macrochète dorsal du grand abdominal, respectivement en première intermue et chez un gros immature. (Après Betsch et Vannier 1977 ; A, B, C et D × 19 000 ; E × 9 000 ; F × 5 500).

Source : MNHN, Paris

les faces latérales de Th. III et d'Abd. I et sur les côtés et le sommet de la tête. Sur le reste du grand abdominal, le tégument est modifié : les grains primaires sont déformés, soudés avec les connexions et élevés en parois comme chez l'adulte et les macrochètes sont enfoncés dans le tégument. Aux stades suivants, la déformation des grains dorsaux gagne l'avant et les flancs de Th. II, Th. III et Abd. I ; de même, la réticulation sur la tête est partout évidente.

L'évolution du système trachéen est identique à celle décrite chez *Allacma fusca* (Betsch et Vannier 1977). Au premier stade, le court tronc initial se subdivise en un tronc céphalique à deux ramifications principales et un tronc abdominal ; le chiasma vers la patte antérieure est rudimentaire et n'atteint pas le plan de symétrie de l'animal ; le tronc abdominal est simple et remonte sur les côtés de l'intestin moyen. Au premier stade, aucune patte n'est donc desservie par une trachée, pas plus que le thorax et la partie postérieure de l'abdomen. C'est lors de la première mue que le plan fondamental du système trachéen est mis en place : le réseau céphalique acquiert sa ramification supérieure, le chiasma au niveau des pattes antérieures est complet, le tronc abdominal présente une ramification antérieure vers le thorax et la patte moyenne et une ramification postérieure vers la patte postérieure et l'abdomen postérieur. Les stades ultérieurs ne voient apparaître que des modifications de détail : diamètre des trachées, ramifications fines.

— *Allacma fusca* et *A. gallica* : on atteint ici la variation maximale de la structure de l'épicuticule (Fig. 6). Au premier stade, tout le grand abdominal est recouvert d'un réseau quadrangulaire de grains primaires. Dès le deuxième stade, le grand abdominal ne présente plus de grains primaires que sur sa face ventrale. Th. II porte dorsalement des grains secondaires épais ; à partir de Th. II, dorsalement, et d'Abd. I, sur ses faces dorsales et latérales, le tégument devient épais et uniforme comme chez l'adulte et son ornementation est extrêmement réduite. L'avant de la tête présente un tégument réticulé, l'antenne (à l'exception de l'extrémité d'Ant. III et tout l'Ant. IV) un réseau hexagonal à grains soudés aux connexions et non individualisés. En somme, dès le deuxième stade, le tégument est pratiquement identique à celui de l'adulte. Ajoutons, en anticipant un peu, que les deux glandes dorsales caractéristiques du genre *Allacma* n'existent pas au premier stade et qu'elles n'apparaissent qu'au deuxième stade (Betsch 1975 ; Betsch et Vannier 1977).

Le développement du système trachéen a déjà été décrit (Betsch et Vannier 1977) et est identique à celui noté chez *Sminthurus viridis*. L'observation des individus de premier stade en préparation de mue a permis de distinguer parfaitement les néoformations parmi les ramifications (Fig. 7).

D. — Effets des modifications du tégument et du système trachéen.

Sur le plan écologique, nous remarquerons les faits suivants :

— certains groupes de Symphypléones ne présentent pas de système trachéen ; ils ne présentent pas non plus, en général, de barrière, au niveau du tégument, réduisant les échanges avec le milieu extérieur. Seuls les Dicyrtomidae sont recouverts d'un film cireux ; or malgré ce dépôt, d'après une communication personnelle de Vannier, *Dicyrtoma fusca* est incapable de réguler ses dépenses hydriques dans une atmosphère desséchée. Ces groupes, les Sminthurididae, Arrhopalitidae, Katiannidae, Dicyrtomidae et certains Sminthuridae, n'ont que peu colonisé le domaine strictement aérien ; lorsqu'ils l'ont fait, c'est dans des conditions écologiques très spéciales : litière de forêt, collections d'eau à la surface de laquelle il existe une fine couche d'air à saturation (en général, il s'agit des Symphypléones les plus petits)

— d'autres groupes de Symphypléones, les Bourletiellidae et certains Sminthuridae, présentent un système trachéen dans l'ensemble du corps ; des modifications au niveau de leur tégument sont intervenues qui réduisent vraisemblablement les échanges avec le milieu ambiant et donc les pertes en eau. Il est symptomatique que le genre *Kaszabellina*, endémique des steppes désertiques du Gobi, présente à la fois le système trachéen le plus étendu parmi les Symphypléones et à troncs principaux de fort diamètre et un tégument à grains particulièrement surélevés (piliers de 4 µm de haut pour un diamètre des grains de 0,5 µm) parmi les Bourletiellidae (Betsch 1977).

Source : MNHN, Paris

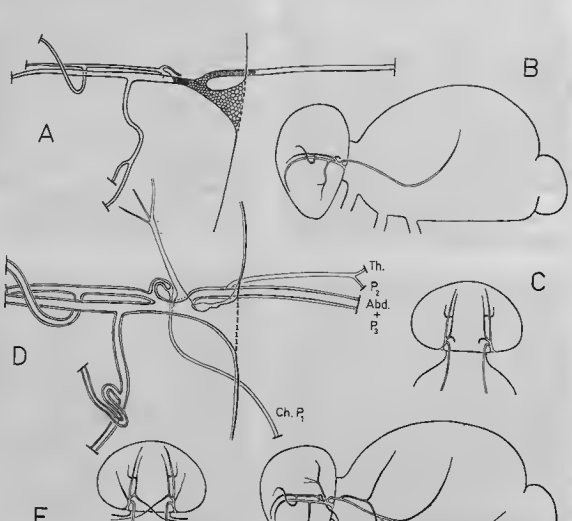

Fig. 7. — Développement du système trachéen chez *Allacma fusca*. — A, B et C, individus en première intermue ; respectivement, détail du départ des gros troncs trachéens et schémas du système trachéen vu de profil et de dessus. — D, individu en fin de première intermue, en préparation de mue ; en traits fins, le nouveau système trachéen (Ch. P_1 = chiasma au niveau de la patte antérieure). — E et F, individu en deuxième intermue, de profil et de dessus. — G, individu en troisième intermue. (D'après Betsch et Vannier 1977).

Source : MNHN, Paris

L'expérimentation chez *Allacma fusca* (Vannier 1973 ; Betsch et Vannier 1977) a montré que le premier stade, confiné à la litière de la forêt, était incapable de réguler ses dépenses hydriques alors qu'à partir du deuxième stade, l'espèce était très performante sur le plan de la rétention hydrique. Chez *Sminthurus viridis* (note en préparation avec Vannier), le premier stade supporte une dessiccation pendant une durée supérieure à un demi-nycthémère et peut, de ce fait, cohabiter avec les autres stades dans le milieu ouvert qui constitue son biotope, la prairie. Les biotopes ouverts occupés par de nombreux Bourletiellidae permettent de supposer que leur premier stade est relativement performant quant à sa capacité de rétention hydrique.

En fait, les modifications du tégument et du système trachéen ne sont que des épiphénomènes ; c'est vers l'hémolymphe que l'on doit se tourner pour déceler la cause profonde des possibilités exceptionnelles de rétention hydrique qui ont permis à certains représentants les plus évolués des Symphypléones de conquérir le milieu aérien *s. str.*

III. — LES ANNEXES DU TÉGUMENT

Celles-ci sont nombreuses : phanères, soies sensorielles, papilles, appendices nucaux, soies et orifices glandulaires.

A. — Les trichobothries.

Parmi les soies sensorielles, ne seront envisagées ici que les trichobothries. Les autres soies sensorielles sont spécifiques de certains organes et seront étudiées avec ces organes.

1. — *Morphologie des trichobothries.*

Une trichobothrie est une soie sensorielle généralement longue et fine, sensible aux vibrations de l'air. Typiquement, elle est insérée au fond d'une cupule d'articulation concave creusée dans une papille recouverte uniquement d'un réseau hexagonal de grains primaires. La trichobothrie d'un Symphypléone est, généralement, un cylindre fin, droit et muni, au-dessus de sa base, d'un collet (Fig. 8, A). Chez *Papirinus*, *Neosminthurus* et *Lipothrix*, la trichobothrie C est flexueuse et, chez les Sminthuridiidae à l'exception de *Sphaeridia*, les trichobothries A, B, C et D ont un aspect géniculé dû à une torsion de l'axe portant des ailettes (Betsch et Massoun 1970 ; Fig. 8, B et C) : la trichobothrie D de *Collophora* est assez courte, à apex lancéolé et son axe est orné d'ailettes spiralées, lui donnant un aspect hélicoïdal ; enfin, la trichobothrie D d'*Austrosminthurus* est épaisse, en massue, ciliée (Delamare et Massoun 1963 ; Fig. 8, D).

2. — *Répartition des trichobothries.*

Ce problème a diversement intéressé les auteurs, mais c'est Richards (1968) qui a vraiment compris l'importance du point de vue systématique de l'armement en trichobothries et a rationalisé son étude. Typiquement, chez l'adulte, il existe de chaque côté trois trichobothries (A, B, C) au milieu du grand abdominal et une trichobothrie (D) sur le segment génital, parfois deux (D et E, chez les Sminthuridiidae et les Bourletiellidae). Richards (1968) avait étudié le développement des trichobothries et indiquait que le premier stade ne présentait que la seule trichobothrie D et qu'au deuxième stade, les trichobothries A, B, C apparaissent ; la trichobothrie D ne subsistait pas dans les genres *Dicyrtomina*, *Dicyrtoma*, *Neosminthurus* et *Lipothrix* ; enfin un genre monospécifique, *Bothriovulsus*, était créé par Richards pour un *Ptenothrix* nord-américain ne présentant pas la trichobothrie A.

Le système de Richards est excellent dans ses grandes lignes ; seuls quelques détails sont à ajouter, tant sur le plan de la répartition chez l'adulte que du point de vue du développement au cours du cycle vital.

Source : MNHN, Paris

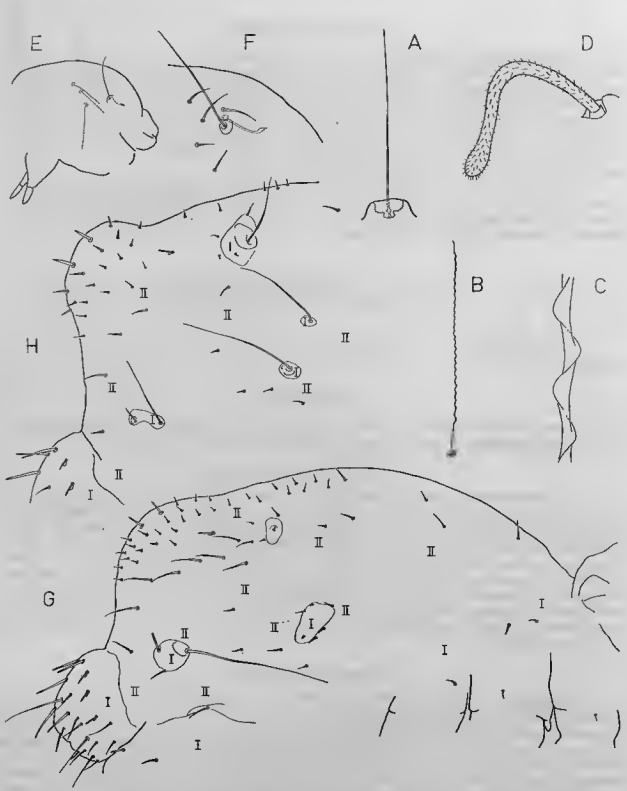

Fig. 8. — Trichobothries. — A, trichobothrie typique sur le grand abdominal de *Sminthurus sp.* — B et C, aspect général et détail d'une trichobothrie du grand abdominal de *Jeannenotia stachi* (C, d'après Betsch et Massoud 1970). — D, trichobothrie D chez *Austrosminthurus nitrabilis* (d'après Delamare et Massoud 1963). — E et F, *Collophora sp.* de Madagascar, premier stade en préparation de mue ; vue générale et détail de l'évolution de l'armement en trichobothries. — G et H, premier et deuxième stades de *Papirioides sp.* de Madagascar (explications dans le texte).

Source : MNHN, Paris

Chez la plupart des Symphypléones, il existe en outre une ou deux paires de trichobothries relativement courtes sur le segment anal, et ceci à tous les stades du développement.

a) *Dispositions typiques des trichobothries.*

— Disposition triangulaire normale (« triangular pattern » de Richards) : l'angle A B C est ouvert vers l'avant.

- A, B, C sensiblement équidistants ; Sminthuridídae à l'exception de *Sphaeridia.*
- A et B très rapprochés : Arrhopalitidae et Katiannidae.

— Disposition triangulaire inversée (« inverted pattern » de Richards) : l'angle A B C est ouvert vers l'arrière, chez les Sminthuridae et *Sphaeridia.*

— Disposition linéaire (« linear pattern » de Richards) : A, B et C sont en ligne oblique chez les Bourletiellidae.

— « Dicyrtomoid pattern » de Richards : A assez courte, dirigée vers l'avant et située sur une large papille d'aspect annelé, B et C typiques, proches l'une de l'autre, chez les Dicyrtomidae.

b) *Développement général de l'armement en trichobothries.*

— Le premier stade est caractérisé par l'absence des trichobothries A, B et C au milieu du grand abdominal et par la présence d'au moins une trichobothrie (D) sur le segment génital et de deux (D et E) chez les Sminthuridídae et les Bourletiellidae. La trichobothrie D est toujours très longue et dirigée vers l'avant.

Chez tous les genres dont le segment génital est séparé du grand abdominal, la trichobothrie D (et E, si elle existe) se trouve sur le petit abdominal. Dans les autres genres, la trichobothrie D est placée sur le grand abdominal dans une position caractéristique de chaque genre ; pour ceux-ci (*Collophora, Sminthurinus* groupe *aureus*, Dicyrtomidae), une étude plus détaillée suivra.

— Le deuxième stade est caractérisé par l'apparition des trichobothries A, B, C selon une disposition qui ne variera plus jusqu'aux stades adultes et qui est caractéristique des familles et parfois des genres. La trichobothrie B est toujours la plus courte. Les genres *Papirinus, Neosminthurus* et *Lipothrix* divergent de ce schéma et verront leur développement précisé plus loin.

c) *Cas particuliers.*

— *Collophora.*

Chez ce genre à segment génital intégré au cours de tout son développement dans le grand abdominal, la trichobothrie D est de forme normale au premier stade. Sur un exemplaire de Madagascar, un premier stade préparant sa mue, la trichobothrie D du deuxième stade apparaissait sous la cuticule, exactement identique à celle de l'adulte : elle est courte, relativement épaisse, à apex lancéolé, insérée sur une papille caractéristique (Fig. 8, E et F). Le premier stade de *Collophora* ne correspond donc pas à la définition complète du genre (Betsch 1977).

— *Sminthurinus* groupe *aureus.*

A l'éclosion, le petit abdominal des espèces de ce groupe contient le segment génital et porte une longue trichobothrie D, dirigée vers l'avant. Au deuxième stade, le segment génital est absorbé dans le grand abdominal et la trichobothrie D est typique du groupe, assez courte, à apex mousse et implantée sur une papille conique peu élevée (Betsch 1977 ; Fig. 2, A et B).

Les *Stenognathellus* du groupe *polygonalis* présentent les mêmes caractéristiques en ce qui concerne la trichobothrie D à partir du deuxième stade, mais l'évolution n'en a pas pu être vérifiée en élevage sur une suite de générations.

— *Parakatianna.*

Les stades très jeunes ne sont pas connus. Chez l'adulte, la trichobothrie D ne semble pas exister ; par contre, juste en arrière des trichobothries A et B, on observe une formation caractéristique du genre, comprenant une ou deux bosses, souvent surmontée d'une épine lancéolée, et d'une série de longues épines. L'épine lancéolée est vraisemblablement homologue de la trichobothrie D puisqu'elle est insérée sur une zone à granulation uniquement primaire alors que le reste du grand abdominal est orné de

Source : MNHN, Paris

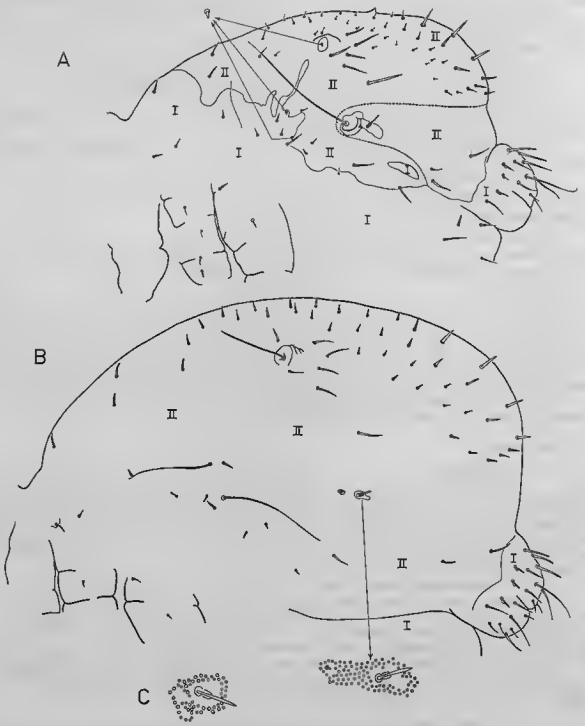

Fig. 9. — Évolution de l'armement en trichobothries chez *Dicyrtoma fusca*. — A, premier stade. — B, deuxième stade. — C, emplacement du sensille à fossette sur Abd. V chez l'adulte (explications dans le texte).

Source : MNHN, Paris

grains secondaires (Fig. 13, B et C). Le segment génital, inclus dans le grand abdominal, est fortement étiré vers l'avant, au moins latéralement.

— Dicyrtomides.

En ce qui concerne la trichobothrie D, il faut distinguer deux groupes :

• *Ptenothrix, Papirioides* (Fig. 8, G et H).

Au premier stade, la longue trichobothrie D, dirigée vers l'avant, est placée à l'arrière du grand abdominal et est toujours accompagnée d'un sensille à fossette. Au milieu du grand abdominal, on peut observer les trois ébauches des trichobothries A, B et C sous forme de trois très courts phanères mousses entourés d'un réseau de grains primaires ; l'ébauche de A est même placée au sommet d'une bosse.

Au deuxième stade, apparaît la disposition caractéristique de l'adulte : A est placée sur la papille annelée ; D est devenue de taille normale, dirigée vers l'arrière, toujours accompagnée du sensille à fossette, l'ensemble étant entouré d'une petite plage constituée uniquement de grains primaires (Betsch 1977).

• *Dicyrtoma, Dicyrtomina* (Fig. 9).

Le premier stade de ces deux genres est surprenant : l'unique trichobothrie présente à ce stade est placée au milieu du grand abdominal et on peut se demander s'il s'agit bien de la trichobothrie D. Heureusement, les ébauches de A, B et C existent sous la même forme et dans les mêmes positions que chez *Ptenothrix* et *Papirioides*. La trichobothrie D, accompagnée d'un sensille à fossette, n'est entourée que de grains primaires. Entre D et le bord postérieur de Abd. V (c'est-à-dire presque la moitié de la longueur du grand abdominal), il n'existe pas une seule soie. Le segment génital se serait latéralement étiré vers l'avant, comme chez *Parakatianna*.

Au deuxième stade, la disposition des trichobothries caractéristique de l'adulte est en place : A, B et C dans leurs positions et formes normales ; D disparaît et est remplacée par un très court phanère mousse, tout à fait analogue à l'ébauche de A, B ou C du premier stade, accompagné du sensille à fossette, chacun entouré par une petite plage de grains primaires. La seule modification ultérieure est qu'on ne trouve plus trace, chez l'adulte, de l'ébauche de D ; par contre, le sensille à fossette conserve toujours sa place, entouré de grains primaires ; un peu en avant, il subsiste de la trichobothrie D une petite plage de grains primaires. On peut aussi observer, après le deuxième stade, que les grains secondaires très denses s'écartent sur une ligne partant de l'arrière du grand abdominal, sous les courts macrochètes, contournant le sensille à fossette et rejoignant l'orifice génital ; c'est peut-être la trace de la limite Abd. IV — Abd. V (Betsch 1977).

— Série phylétique *Papirinus, Neosminthurus, Lipothrix* (Fig. 10).

La trichobothrie D est seule présente au premier stade. Au deuxième stade, D disparaît tandis que C est la seule à apparaître chez *Papirinus*, A courte et C longue chez *Neosminthurus*, A courte, C longue et une ébauche de B sous forme de court phanère mousse chez *Lipothrix lubbocki* qui n'acquiert la trichobothrie B, courte, qu'au troisième stade.

On voit immédiatement que l'armement en trichobothries de *Lipothrix*, au deuxième stade, est le même que celui de *Neosminthurus* du deuxième stade à l'adulte.

Afrosminthurus est l'aboutissement de cette série phylétique : l'adulte présente les trichobothries A assez courte, B courte, C longue et D.

3. — *Conclusion.*

Le nombre et la disposition des trichobothries abdominales caractérisent bien les différentes familles de Symphypléones et, parfois même, certains genres à l'intérieur des familles. On peut noter une série phylétique parmi certains Sminthuridae (*Neosminthurus, Lipothrix, Afrosminthurus*) à partir de *Papirinus* qui n'est pas un Sminthuridae, mais qui, par ce caractère et de nombreux autres, pourrait être une relique issue d'un ancêtre commun.

Source : MNHN, Paris

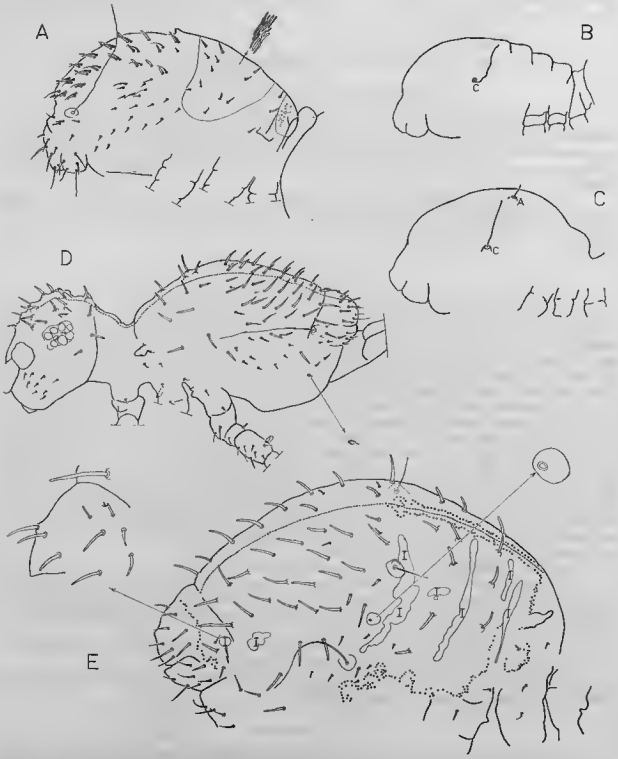

FIG. 10. — A, armement en trichobothrie et chétotaxie dorsale du premier stade de *Papirinus sp.* de Madagascar. — B et C, schéma de l'armement en trichobothries, respectivement chez l'adulte de *Papirinus* et de *Neosminthurus*. — D et E, armement en trichobothries et chétotaxie dorsale du premier et du deuxième stade de *Lipothrix lubbocki*.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

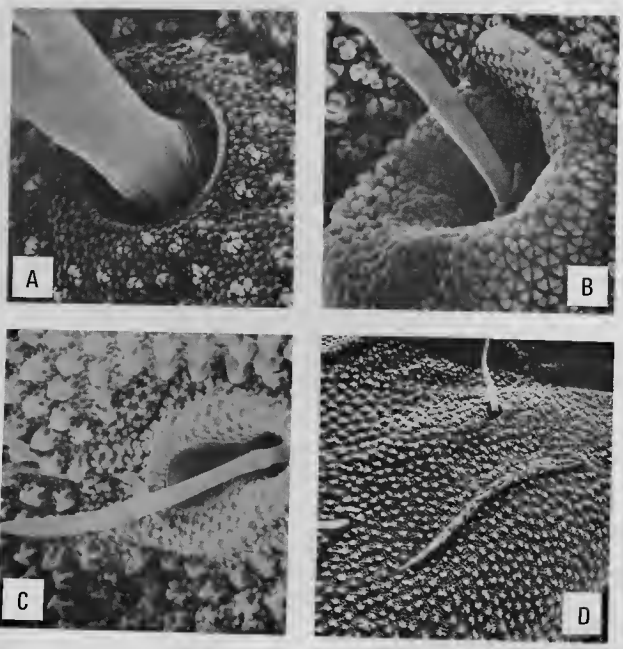

Fig. 11. — Les phanères. — A, embase d'un macrochète dorsal chez *Jeannenotia stachi* (d'après Betsch et Massoud 1970, × 7 500). — B, embase d'une trichobothrie du grand abdominal chez *Jeannenotia stachi* (d'après Betsch et Massoud 1970, × 12 000). — C, le sensille à fossette latéral du grand abdominal chez *Dicyrtomina minuta* (× 5 750). — D, soie néosminthuroïde chez *Zebulonia massoudi* (d'après Betsch 1970, × 3 000).

Source : MNHN, Paris

Typiquement, le développement des trichobothries est brutal : on passe du premier stade à une trichobothrie, D, au deuxième stade portant A, B, C et généralement D. Seul *Lipothrix* montre un développement en deux étapes : A et C apparaissant au deuxième stade, B au troisième.

Enfin, chez les Dicyrtomidae et chez *Lipothrix*, un phanère très court et mousse, placé au centre d'une zone à grains primaires, constitue une sorte d'ébauche de trichobothries devant apparaître au stade suivant ; il est possible que cette structure existe également chez d'autres genres, mais il n'a pas été possible de la mettre en évidence. Lorsque la trichobothrie D a disparu au deuxième stade, elle fait place à une structure de forme tout à fait identique, ce qui ne veut pas forcément dire homologue.

B. — Les phanères.

Seuls seront envisagés les phanères qui recouvrent le tagme viscéral et, accessoirement, le petit abdominal ; sur les autres parties du corps, la plupart des phanères sont caractéristiques d'organes particuliers ou sont une conséquence d'un caractère sexuel secondaire et seront traités dans les chapitres correspondants.

Les phanères sont insérés sur une embase articulaire délimitée par une bordure de grains primaires (Fig. 11, A), sauf évidemment chez *Sminthurus* et *Allacma* où les soies sont implantées au fond d'un « puits », dans un tégument très modifié à partir du deuxième stade (Fig. 3, F et 6, F).

1. — *Les types de phanères.*

a) *Les soies.*

Ce sont des phanères coniques fins insérés sur une embase d'articulation circulaire, à rôle mécanorécepteur. Les soies sont les phanères les plus courants et présentent généralement une surface lisse, sans denticulation.

b) *Les macrochètes.*

Certains phanères peuvent atteindre une grande taille ou un fort diamètre (épines), acquérir des ornementations plus ou moins proéminentes (macrochètes à dents fines, à structure écailleuse, à très fortes dents, ...) ; l'apex peut être pointu, mousse ou même élargi et denté (*Papirinus*, *Vesicephalus*).

c) *Les phanères courts, en ampoule.*

Ce type de phanère se rencontre dans deux groupes :

— chez les Katiannidae, deux phanères courts en ampoule sont insérés un peu en avant de la trichobothrie C, à tous les stades (Najt 1967) ;

— chez *Afrosminthurus bufo*, Lawrence (1968) a signalé de courts phanères en massue, mêlés à des soies normales sur le grand abdominal.

d) *Les soies néosminthuroïdes* (Fig. 12).

Ces soies, généralement au nombre d'une paire, sont des phanères particuliers aux flancs du segment furcal. Richards (1968) les a définies comme étant des « soies allongées, généralement couvertes de petits spicules écailleux, parfois plumeuses, appliquées contre la paroi du corps et ne présentant pas l'anneau sclérifié qui entoure le point d'insertion des soies normales ». Seul le dernier point est inexact, mais il faut dire, à la décharge de Richards, que cet anneau, très allongé, est très proche de la longue embase de ces soies et que l'auteur ne disposait pas du microscope électronique à balayage pour s'en rendre compte.

Une soie néosminthuroïde, contrairement à l'immense majorité des soies, ne se dresse pas perpendiculairement au tégument ; elle est appliquée, sur une longueur plus ou moins grande, au tégument. Parfois seule une petite pointe (environ 1/20 de la longueur totale de la soie) est libre. L'embase,

Source : MNHN, Paris

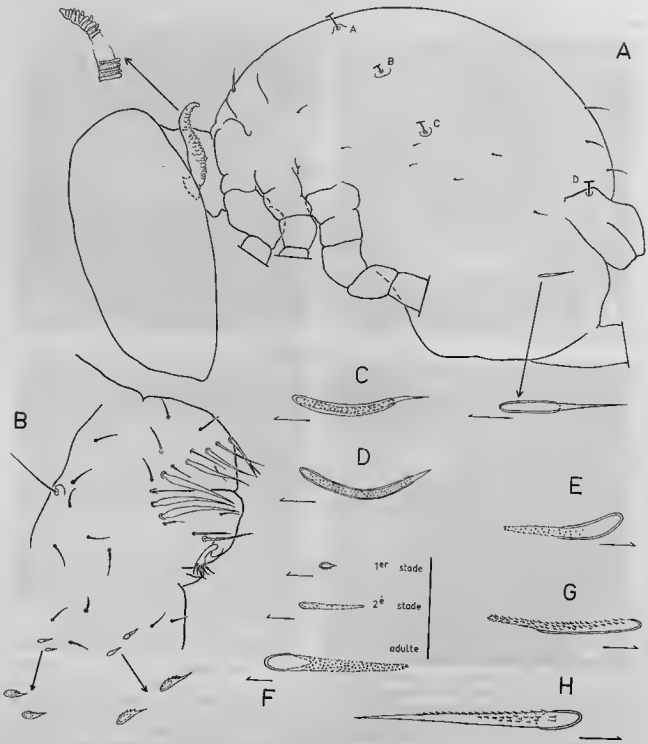

FIG. 12. — Soies néosminthuroïdes. — A, emplacement et détail chez *Spinotheca magnasetacea* (détails de l'appendice nucal, d'après DELAMARE 1961). — B, *Sminthurinus tuberculatus*. — C, *Zebulonia massoudi* (d'après BETSCH 1970). — D, *Stenognathellus sp.* du groupe *polygonalis*, de Madagascar. — E, *Neosminthurus clavatus*. — F, *Lipothrix lubbocki* aux stades I, II et adulte. — G, *Afrosminthurus sp.*, de Madagascar. — H, *Sphyrotheca madagascariensis*.

Source : MNHN, Paris

de ce fait, est très allongée et est entourée par une rangée de grains primaires (Fig. 11, D). La face externe de cette soie appliquée au tégument est couverte de petites excroissances écailleuses, dentées.

Chez les genres qui en sont pourvus, les soies néosminthuroïdes n'existent pas au premier stade ; parmi les genres où leur développement a pu être étudié (*Collophora*, *Sminthurinus*, *Lipothrix*), seul *Lipothrix* présente une ébauche au premier stade sous la forme d'une petite épine appliquée contre le tégument, mais la forme normale de la soie néosminthuroïde n'apparaît qu'au deuxième stade.

Ces structures sont inconnues chez les Arthropléones, mais existent chez les Néclipléones (plus d'une paire) et chez un certain nombre de genres de Symphypléones :

— *Collophora* où l'extrémité libre est réduite ;

— Katiannidae à Ant. IV simple : chez *Sminthurinus*, *Stenognathellus*, *Zebulonia* et *Katiannellina*, il existe une paire de soies néosminthuroïdes allongées et arquées dont seule l'extrémité distale est libre.

Chez *Sminthurinus tuberculatus*, il existe 4 paires d'épines que nous supposons être homologues des soies néosminthuroïdes : il s'agit d'épines assez courtes, dentées à leur face supérieure et présentant une embase assez allongée, non visible puisque l'épine déborde de tous côtés cette embase (Fig. 12, B).

Gisinianus flammeolus est la seule espèce du groupe à ne pas porter de soie néosminthuroïde.

— Tous les Sminthuridae de la lignée *Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Afrosminthurus* et *Sphyrotheca* présentent une paire de soies néosminthuroïdes dont la portion distale libre est plus ou moins importante (Fig. 12, E à H).

e) *Les « organes ovales ».*

De nombreux genres présentent des organes très courts, appelés « organes ovales » (cf. Richards 1968) dont le rôle est inconnu (peut-être sensoriel). Il s'agit d'une embase large surmontée d'une protubérance allongée ou d'une petite épine partiellement appliquée sur cette embase. Ces organes sont fréquents sur les pattes et sur le petit abdominal de certains genres.

f) *Soies et orifices glandulaires.*

Chez les Symphypléones, il en existe deux cas particulièrement nets : *Allacma* et les Dicyrtomidae. Chez *Papirinus*, il existe également une sécrétion qui recouvre presque tout l'animal, mais, pour l'instant, les structures glandulaires n'ont pas été repérées.

— *Allacma* : ce genre est caractérisé par deux glandes situées à l'arrière du grand abdominal. Chez *A. fusca* (Willem 1900), et *A. koreana* (Yosii et Lee 1963), l'orifice est un disque criblé affleurant au niveau du tégument ; chez *A. gallica*, la glande est proéminente (Gisin 1960 ; Ellis 1973). En 1900, Willem avait déjà fait l'étude histologique de cette paire de glandes énormes et supposait que le produit de sécrétion s'étalait à la surface du segment abdominal IV ; la figure 3, C (animal fixé dans l'alcool puis déshydraté) ne permet pas de confirmer l'étalement d'un produit de sécrétion, sinon une couche très fine, sur le tégument réticulé.

Au premier stade, les deux glandes et leurs orifices caractéristiques du genre *Allacma* n'existent pas. Ils n'apparaissent qu'au deuxième stade où, parallèlement, le tégument dorsal prend sa structure définitive. Le premier stade d'*Allacma* ne correspond donc pas rigoureusement à la diagnose du genre telle qu'elle avait été établie jusqu'à présent.

— Dicyrtomidae.

C'est en 1965 que Massoud et Vannier signalaient la présence de sécrétions cireuses chez les Dicyrtomides : les représentants de ce groupe portent, sur le vivant, un revêtement de baguettes très fragiles principalement à l'arrière du grand abdominal et, accessoirement, sur le vertex et le front céphaliques, les articles antennaires II et III et les tibiotarses. Les baguettes du grand abdominal sont sécrétées au niveau d'épines plus ou moins importantes ; celles portées par les autres organes proviennent des « sensilles à fossettes ».

Les épines de l'arrière du grand abdominal des Dicyrtomides ont, d'après les auteurs, une structure atypique, en particulier en ce qui concerne leur embase. Elles surmontent, chacune, une grosse cellule glandulaire que Juberthie et Massoud (1977) ont étudiée de manière approfondie. Chez *Papi-*

Source : MNHN, Paris

rioides, la bosse abdominale postérieure ne renferme pratiquement que d'énormes cellules glandulaires.

g) *Sensilles à fossette* (Fig. 11, C).

Les « sensilles à fossette » sont de petits phanères à apex mousse, légèrement coudés au niveau d'un collet subbasal, et qui sont un élément caractéristique des Dicyrtomidae. L'embase est prolongée par une longue fossette lisse ; l'ensemble de l'embase et de la fossette est toujours entouré de grains primaires. En dehors du rôle sécréteur, on peut leur supposer un rôle sensoriel. Ces structures sont placées sur les antennes, la tête, les tibiotarses, le grand abdominal (une paire) et le petit abdominal.

2. — *Chétotaxie du grand abdominal.*

Les caractères importants concernent essentiellement la chétotaxie dorsale et latérale. En effet, la chétotaxie ventrale est extrêmement réduite : 1 ou 3 paires de soies approximativement de part et d'autre du rétinacle.

La chétotaxie du grand abdominal des Symphypléones ne présente pas la clarté de celle des segments thoraciques et abdominaux des Arthropléones : la plupart des segments thoraciques et abdominaux sont soudés au point que seules les limites et les chétotaxies des Th. II et Th. III sont encore reconnaissables. L'ensemble Abd. I à IV forme une unité où il est très hasardeux d'attribuer une soie ou même une trichobothrie à un segment donné et il est souvent très difficile d'utiliser la chétotaxie du grand abdominal comme critère systématique. C'est aussi pourquoi la phylogénie du groupe ne peut s'appuyer sur une base aussi rigoureuse et homogène que celle des Poduromorphes par exemple.

a) *Caractères généraux.*

Même lorsque Th. I est compris dans le grand abdominal, il ne porte jamais de soie. Th. II présente une rangée de soies en nombre réduit : 3 ou 4 paires. Th. III est caractérisé par une ou deux rangées (la deuxième souvent incomplète) de soies. C'est au premier stade de certains genres de Symphypléones que la chétotaxie dorsale est la plus perceptible, en particulier chez les Katiannidae. Ainsi, *Metakatianna nunezi* montre bien des traces de segmentation et permet de préciser la chétotaxie de certains segments thoraciques et abdominaux : Th. II, une rangée de soies ; Th. III et Abd. I, chacun deux rangées de soies ; le reste est plus confus (Najt 1967 ; Fig. 13, A). Cette chétotaxie se retrouve, au moins partiellement chez *Katianna*, sur Th. II et Th. III. En pratique, la chétotaxie dorsale, surtout dans la région postérieure n'est utilisable en systématique que lorsque des macrochètes ou des épines caractérisent un genre ou un groupe d'espèces par leur arrangement ou leur forme particuliers.

Il existe quelques cas d'acquisition de la chétotaxie définitive au deuxième stade seulement, dans les genres *Sminthurus* et *Allacma* en particulier. Au premier stade, ces deux genres présentent une chétotaxie réduite à quelques paires de soies fines à l'arrière du grand abdominal. Ce n'est qu'au deuxième stade que la chétotaxie définitive est mise en place : elle est alors très dense, composée de longues soies enfoncées dans le tégument et correspond exactement à la chétotaxie caractéristique de l'adulte (Betsch et Vannier 1977 ; Fig. 14, A et D).

Les soies ventrales, en nombre très réduit, méritent une attention particulière par les modifications de leur nombre au cours de la période juvénile, ce qui est un précieux indicateur du stade d'un individu :

— Les genres de petite taille (*Sminthurides, Arrhopalites, Sminthurinus*) présentent en principe une paire de soies ventrales ; chez ces genres, il existe au maximum 4 stades juvéniles dont le stade préadulte ;

— Les genres de taille moyenne à grande (Dicyrtomidae, Bourletiellidae, Sminthuridae) présentent 3, parfois 4, paires de soies ventrales ; ici, on dénombre en principe 5 stades juvéniles dont le stade préadulte.

Chez tous les Symphypléones, les modifications du nombre de ces soies suivent les mêmes règles :

- au premier et au deuxième stades, 0 soie ventrale ;
- au troisième stade, une paire de soies ventrales ; chez les genres de petite taille, ce nombre

Source : MNHN, Paris

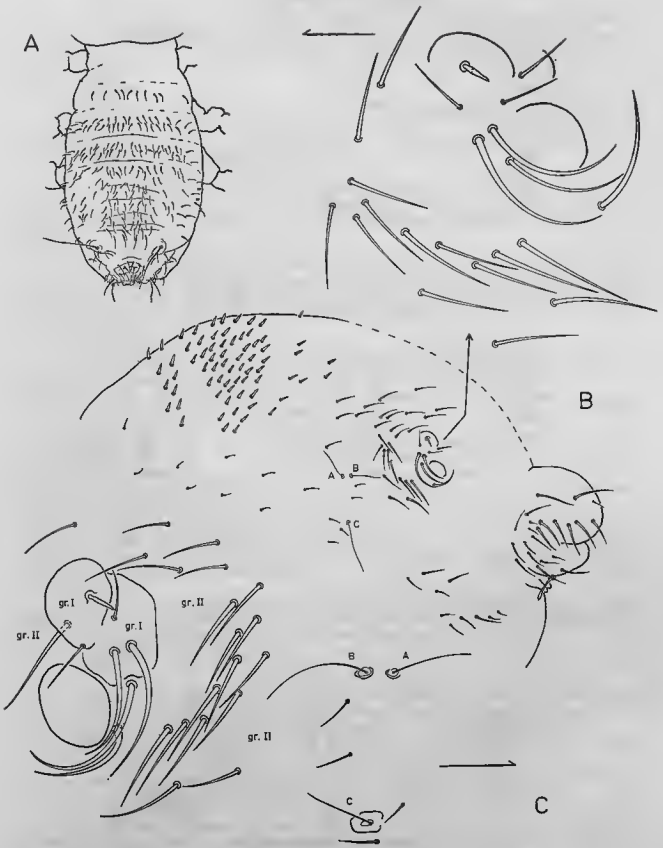

FIG. 13. — Chétotaxie dorsale. — A, *Metakatianna nunezi* (d'après NAST 1967). — B, *Parakatianna* (= *Longkingia*) *prospina*. — C, *Parakatianna spinata*.

Source : MNHN, Paris

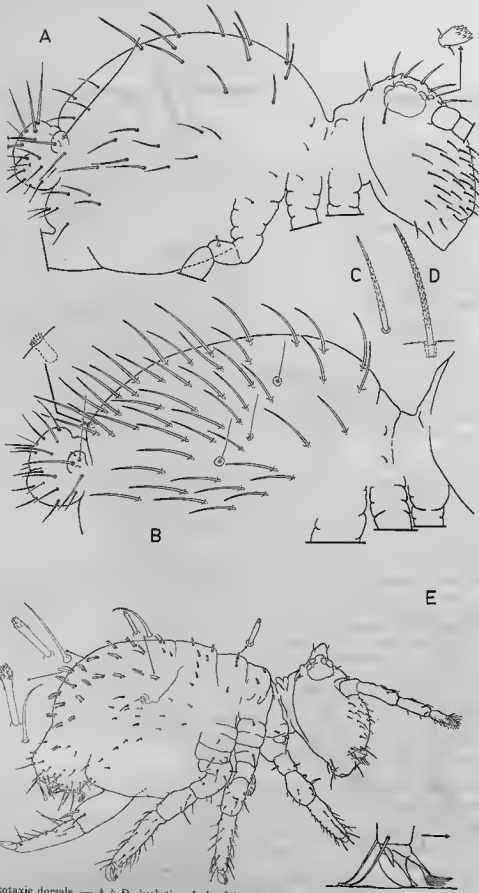

Fig. 14. — Chétotaxie dorsale. — A à D, évolution de la chétotaxie dorsale et des macrochètes dorsaux chez *Allacma fusca* ; A et C, au premier stade ; B et D, au deuxième stade (d'après Betsch et Vannier 1977). — E, chétotaxie dorsale de *Papirinus ankaratrensis* adulte (d'après Betsch 1974).

Source : MNHN, Paris

constitue le maximum ; il n'intervient plus de modification au cours des stades préadulte et adultes ;

• au quatrième stade juvénile chez les genres de taille moyenne à grande, 3 (ou 4) paires de soies ventrales ; ici également, il n'intervient plus de modification aux stades ultérieurs.

b) *Cas particuliers.*

Les effets d'un caractère sexuel secondaire (*Jeannenotia*, *Denisiella*, *Richardsitas*, *Parabourletiella*, *Massoudia*, ...) ne seront exposés qu'en deuxième partie. Les caractères remarquables dans la chétotaxie dorsale concernent particulièrement les genres *Papirinus*, *Parakatianna*, les Dicyrtomini et les Sminthuridae de la série phylétique *Neosminthurus* — *Sphyrotheca*.

— *Papirinus* (Fig. 10, A et 14, E).

A tous les stades du développement, le revêtement dorsal de ce genre est très original par la présence, sur Abd. II, Abd. III et Abd. IV, de « doublets » composés d'un macrochète épais, à apex épaissi et fortement denté, et d'une soie de taille légèrement supérieure au macrochète et dont l'embase est atypique.

— *Parakatianna* (Fig. 13, B et C).

Le genre est caractérisé par une ou deux bosses latérales vers l'arrière du grand abdominal, bordées ventralement par deux séries de soies épaisses. Il faut signaler également que, chez *Parakatianna spinata* et *P. prospina* au moins, la partie antérieure du grand abdominal porte un très grand nombre de petites épines (« dagger-like spines »), nombre très supérieur à celui normalement observé dans cette région.

— Dicyrtomini.

Chez *Dicyrtoma* et *Dicyrtomina*, le tagme viscéral ne porte aucune soie entre le sensille à fossette marquant l'emplacement de la trichobothrie D au premier stade et le bord postérieur du grand abdominal ; ceci semble confirmer la grande extension latérale d'Abd. V vers l'avant.

— La série phylétique *Neosminthurus-Sphyrotheca* est composée de genres qui présentent tous des caractères originaux dans la chétotaxie dorsale.

La partie postérieure du grand abdominal de *Neosminthurus* est recouverte de soies ordinaires et de courts macrochètes épais, fortement dentés, mais non associés en « doublets » (Fig. 50, A).

Chez *Lipothrix lubbocki*, il existe trois types de phanères, des macrochètes épais et dentés, des macrochètes plus fins, tuberculés dans leur moitié distale et à apex mousse et deux ou trois paires de microchètes à apex mousse (Fig. 10, D et E et 51, A).

La chétotaxie dorsale des espèces du genre *Afrosminthurus* comporte d'épais macrochètes (dont une paire, sur Abd. I, énormes, insérés sur une bosse) mêlés, à partir d'Abd. II, à des microchètes de formes variées, soies assez épaisses chez *A. gladiator* (Delamare et Massoud 1964), petits ballonnets chez *A. bufo* (Lawrence 1968), soies en flamme de bougie chez *A. sp.* de Madagascar (R.C.P Mad. 4003).

Enfin, certaines espèces du genre *Sphyrotheca*, en particulier *S. madagascariensis* et *S. sp.* de Madagascar (RCP. Mad. 1062), présentent une distribution caractéristique de macrochètes dirigés, les uns vers l'arrière de l'animal (disposition normale), les autres vers l'avant.

3. — *Chétotaxie du petit abdominal.*

La majorité des phanères du sixième segment abdominal sont situés à l'intérieur du cercle de soies circumanales et sont sujets à un dimorphisme sexuel plus ou moins poussé. Le segment abdominal V, lorsqu'il fait partie du petit abdominal, est pourvu de soies sur toutes ses faces.

Sur le segment anal, parmi les phanères non soumis à un dimorphisme sexuel, on notera les particularités suivantes :

— chez les Katiannidae, Dicyrtomidae et Sminthuridae, il existe une et parfois deux paires de longues soies très fines, dont l'embase est assez semblable à celle des trichobothries. La paire la plus constante est portée par le sommet de la valve anale supérieure (ces soies sont particulièrement développées chez les Dicyrtomidae), l'autre paire, latéralement, sur les valves anales inférieures. Il est remarquable que ces familles ne présentent qu'une seule trichobothrie sur le segment génital.

Source : MNHN, Paris

— chez les Bourletiellidae et certains Sminthuridae (*Lipothrix*, *Sphyrotheca*), on trouve au moins une paire d'organes ovales latéraux sur les valves anales inférieures, parfois une deuxième paire latéralement sur la valve supérieure.

— Les Dicyrtomidae présentent tous plusieurs paires de sensilles à fossettes sur les faces latérales des valves anales supérieure et inférieures.

C. — Les expansions tégumentaires du prothorax et du grand abdominal.

1. — *Les appendices nucaux.*

Ils caractérisent la famille des Spinotbecidae et sont portés latéralement par la région collaire, c'est-à-dire l'intersegment tête-prothorax dans le groupe concerné. Il s'agit d'une paire de longs appendices tégumentaires, plissés et même verruqueux sur leur face externe, qui s'arquent vers la face supérieure du prothorax et peuvent en faire, au moins partiellement, le tour. Delamare (1961) indiquait que « ces appendices nucaux proviennent possiblement d'une évolution originale de la région stigmatique » ; en tout cas, étant donné le volume de ces appendices, il est impossible d'imaginer qu'il s'agisse de trachées dévaginées (Fig. 12, A). Leur rôle et leur développement sont également inconnus.

2. — *Les appendices dorsaux du mésothorax.*

Certains genres de Sminthuridae présentent chez les deux sexes une paire d'appendices mésothoraciques souvent appelés aussi « appendices en doigt de gant ». Ce sont des digitations tégumentaires ornées uniquement de grains primaires dont le rôle est inconnu. Leur origine est très douteuse mais il est remarquable que, chez ces genres, il n'existe pas de soie au sommet de Th. II. Ces appendices mésothoraciques en doigt de gant caractérisent les genres *Neosminthurus*, *Lipothrix* et *Parasphyrotheca*. Ils existent dès le premier stade chez *Lipothrix*, seul genre où j'ai pu observer un premier stade (Fig. 10, D et E).

Chez un autre Sminthuridae de la même lignée, *Afrosminthurus*, on observe sur le mésothorax une rangée transversale de tubercules, dont les externes assez longuement digités ; cet ensemble est peut-être homologue des appendices mésothoraciques en doigt de gant de *Neosminthurus*, *Lipothrix* et *Parasphyrotheca*. Il est aussi remarquable qu'il n'existe aucune soie dorsale sur le Tb. II d'*Afrosminthurus*. Le plus jeune individu observé (*Afrosminthurus sp.* de Madagascar) était au deuxième stade et était parfaitement conforme aux caractères de l'adulte.

3. — *Les protubérances dorsales.*

Plusieurs genres présentent, dans des lignées très différentes, des protubérances dorsales, généralement postérieures et impaires. Ce sont, parmi les Dicyrtomidae, certains *Dicyrtomina* du groupe *Pseudodicyrtomina* et le genre *Papirioides* et, parmi les Bourletiellidae, *Corynephoria* et *Rastriopes dromaderius*.

Chez les Bourletiellidae, la fonction de cet organe n'est pas connue. D'ailleurs, chez *Corynephoria*, la bosse n'est constante ni en nombre (il en existe parfois deux, soit situées toutes deux dans le plan sagittal, soit qu'il s'agisse d'une paire de bosses, donc dans un même plan transversal ; elle peut aussi être absente), ni en position ; parfois, un seul sexe en est pourvu.

Chez les Dicyrtomidae, son apex contient les grosses cellules productrices de cire. Cette formation existe déjà au premier stade, mais nettement moins développée que chez l'adulte ; sa croissance en hauteur paraît être continue pendant toute la vie de l'animal (chez *Papirioides* sp., de Madagascar).

Parfois, dans d'autres genres, il peut exister des bosses dorsales, en positions variées, qui semblent être des réactions à des parasites du type champignon. Richards (1968) les a observées chez *Deuterosminthurus repandus*, *Bourletiella arvalis*, *Sminthurus medialis* et *Sminthurus fitchi*.

Source : MNHN, Paris

IV. — LA TÊTE ET SES APPENDICES

La tête de la majorité des Collemboles Arthropléones est située dans le même plan que le reste de l'animal et, normalement, les pièces buccales se trouvent à l'avant de l'animal : cette disposition de la tête est dénommée « prognathe ». Seuls quelques genres très spécialisés voient la cavité atriale et les pièces buccales migrer à la face inférieure de la tête ; cette migration est relativement accusée chez les Cyphodériens et est très poussée chez *Microfalcula* où l'orifice buccal est placé au centre de la face inférieure de la tête et les pièces buccales sont situées dans un plan transversal vertical.

Chez les Symphypléones, le plan transversal de la tête est perpendiculaire à l'axe général de l'animal et les pièces buccales se trouvent à la face inférieure : la tête est dite « hypognathe » ou « orthognathe ».

A. — Morphologie générale de la tête.

Très généralement, la tête, vue de face, est arrondie, mais légèrement triangulaire dans sa partie inférieure qui contient la cavité buccale.

Quelques genres de Symphypléones présentent un contour céphalique pratiquement triangulaire : ce sont *Temeritas*, *Stenognathellus* et *Stenognathriopes*. *Temeritas* possède des pièces buccales broyeuses bien développées, comme l'immense majorité des Symphypléones, mais chez *Stenognathellus* et *Stenognathriopes*, les pièces buccales sont allongées.

Certains genres ont également acquis des « vésicules interoculaires » (Richards 1968) : *Vesicephalus*, *Papirinus* (Fig. 15, B), *Neosminthurus*, *Lipothrix* et les *Dicyrtomidae*. Richards indique que ces structures perdent l'ornementation épicuticulaire normale et sont pratiquement lisses ; ceci est vraisemblablement exact pour *Papirinus*, mais les autres genres montrent une ornementation uniquement composée de grains primaires très fins alors que le tégument, aux alentours, est constitué de gros grains secondaires.

Au premier stade de nombreux genres, le sommet de la tête est caractérisé par une ou deux paires de tubercules pointus très chitinisés (dents d'éclosion ? Fig. 10, D chez *Lipothrix lubbocki*).

B. — Chétotaxie céphalique.

Il est impossible de donner les lignes générales de cette chétotaxie qui est extrêmement variable selon les genres et souvent selon les espèces, tant pour la forme des phanères que pour leur densité. Sa description est indispensable à la bonne connaissance d'une espèce.

Généralement, les épines ne sont pas situées au-dessous de la ligne d'insertion des antennes. Les Dicyrtomidae constituent l'exception : il existe souvent une rangée médiane plus ou moins fournie d'épines sur la face de la tête, entre les antennes et le labre ; dans la moitié inférieure de la tête, ils présentent, de part et d'autre de la ligne médiane, plusieurs paires de « sensilles à fossettes » et, entre la base des antennes, de courtes épines (Fig. 15, F).

Au premier stade, les épines du sommet de la tête sont déjà bien développées chez les espèces dont les adultes sont caractérisés par un tel type de phanères. En particulier, lorsque les adultes possèdent des épines très fortes, portées par des bosses tégumentaires, cette disposition existe dès le premier stade.

Deux genres de Sminthuridae (*Allacma* et *Sminthurus*) sont caractérisés par une paire de soies postantennaires qui ne sont pas les homologues des organes postantennaires des Poduromorphes. Leur structure et leur rôle sont très peu connus ; Willem (1900), dans une étude histologique d'*Allacma fusca*, établissait que cette soie postantennaire était en relation avec une grosse glande sous-jacente et l'illustration donnée par l'auteur faisait même penser que cette soie, qui chez *Allacma* a la forme

Source : MNHN, Paris

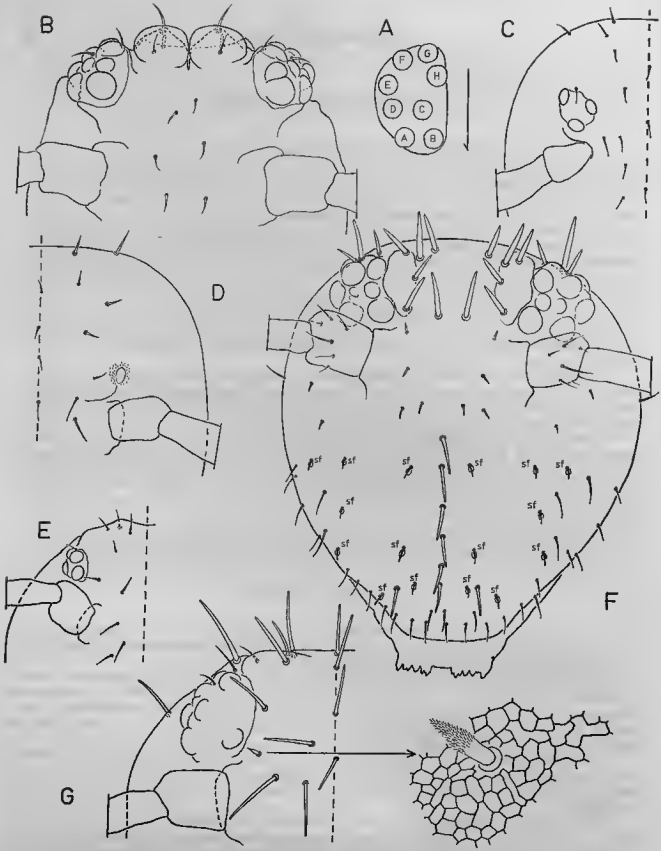

Fig. 15. — Chétotaxie céphalique et zone oculaire. — A, disposition schématique des 8 cornéules chez les Collemboles. — B, *Papirinus ankaratrensis*. — C, *Spinotheca magnasetacea* (d'après Delamare 1961, partiel). — D, *Arrhopalites pygmaeus*. — E, *Collophora sp.*, de Madagascar. — F, *Dicyrtomina ornata* (sf = sensille à fossette). — G, *Sminthurus pardalinus* (d'après Betsch 1977, partiel).

Source : MNHN, Paris

d'une vésicule, était une partie exsertile de la glande. En fait, les photos au M.E.B. (Dallai 1970) montrent qu'il s'agit d'un phanère articulé sur une cupule, comme les soies. Chez *Sminthurus*, c'est une courte soie hérissée de fines pointes (Fig. 15, G) ; chez *Allacma*, c'est un court phanère en massue ornementée de façon identique. Altner, Ernst et Karuhize (1970), grâce au microscope électronique à transmission, ont établi que la soie postantennaire avait un rôle vraisemblablement mécano-récepteur, comme les autres soies de la tête, et qu'elle était en relation avec une cellule sensorielle qui communique avec l'extérieur par un canal à la base de la soie ; la cellule sensorielle est accompagnée de trois cellules dont chacune enveloppe plus ou moins complètement la précédente et dont la dernière est énorme et renferme de très nombreux tubules. La soie postantennaire existe dès le premier stade, mais plus courte que chez l'adulte.

C. — La tache oculaire (Fig. 15).

Typiquement, les Collemboles présentent 8 cornéules par côté, sur une tache pigmentaire généralement très sombre. Les yeux des Symphypléones peuvent avoir une coloration différente de la tache pigmentaire : ainsi, chez *Bourletiellitas imerinensis*, les taches oculaires sont noires, les cornéules bleu sombre. Chez *Papirinus ankaratrensis*, les taches oculaires sont rouges ; chez *Anjavidiella ankaratrensis*, les cornéules sont noires et les taches oculaires jaune clair. Entre les cornéules, le tégument peut être primaire ou secondaire. Les aires oculaires peuvent être très proéminentes et former une sorte de dôme comme chez *Papirinus* (Fig. 15, B). Il existe généralement deux soies sur chaque tache oculaire.

Sept cornéules se trouvent à la périphérie de l'aire oculaire ; la huitième est placée au centre. Tous les yeux ne sont pas de même taille ; généralement, les cornéules C et D (dans la numérotation de Guthrie 1906) sont plus petits et disparaissent lorsque le nombre d'yeux est limité à six (*Sphaeridia, Sminthurides sexoculatus*). Le nombre de cornéules varie de 8 + 8, cas général, à 0 + 0 :

— *Collophora* 4 + 4
— *Spinotheca* 3 + 3
— *Arrhopalites* 1 + 1
sauf *A. bellingeri* (2 + 2)

— *Pararrhopalites* (= *Neosphyrotheca*) présente pratiquement la gamme entière de 8 + 8 à 0 + 0 cornéules

- *P. noonae* 8 + 8
- *P. fasciata* 8 + 8 et 6 + 6
- *P. sp.* 1 de Madagascar 8 + 8
- *P. sp.* 2 de Madagascar 3 + 3
- *P. oculatus* 2 + 2
- *P. popei* 1 + 1
- *P. anops* 0 + 0

D. — Les pièces buccales, le labre et le labium.

Chez tous les Collemboles, les pièces buccales sont logées à l'intérieur de la tête, dans la cavité atriale (ils sont qualifiés, de ce fait, d'entotrophes), mais peuvent être projetées à l'extérieur, lors de la nutrition. En général, elles sont broyeuses et très développées ; chez certains Poduromorphes, elles sont styliformes et le régime alimentaire est du type suceur.

Chez tous les Symphypléones, les pièces buccales sont du type broyeur ; la mandibule est très forte et le capitulum maxillaire est généralement court et épais ; le corps de chaque pièce buccale n'excède pas, en longueur, la moitié de la diagonale céphalique et forme un cadre large (Fig. 16, B et C). Les

Source : MNHN, Paris

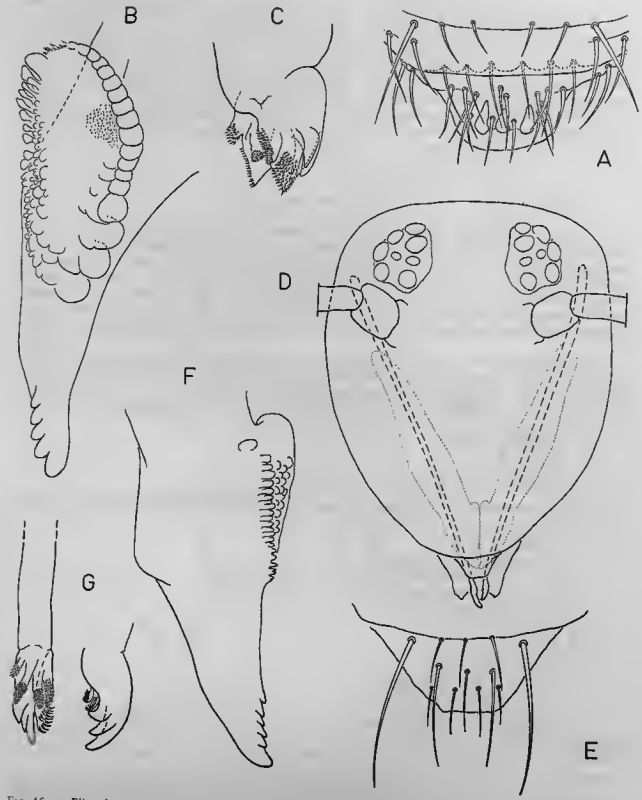

FIG. 16. — Pièces buccales et labre. — A à C, *Papirinus ankaratrensis*, type de Symphypléone à maxille robuste (d'après BETSCH 1974). — D à G, *Stenognathriopes rastrifer*, type de Symphypléone à maxille élancée.

Source : MNHN, Paris

pièces buccales des Symphypléones sont très semblables et ne peuvent servir de critère systématique intéressant.

Pourtant, dans deux familles très éloignées, on assiste à un allongement des pièces buccales et de leur corps, en particulier pour la maxille. Chez toutes les espèces des genres *Stenognathellus* et *Stenognathriopes* (Fig. 16, D à G), par convergence, l'allure générale des pièces buccales est très semblable : le stipe du corps maxillaire devient étroit et s'allonge au point d'atteindre pratiquement le sommet de la tête, à l'extérieur des taches oculaires ; le capitulum maxillaire est trois fois plus long que large, mais, dans le détail, sa morphologie est différente dans les deux genres ; par contre, le palpe maxillaire subsiste toujours, comme chez tous les Symphypléones, mais est réduit. Enfin la mandibule est assez étroite ; les dents apicales et les dents de la plaque molaire sont de taille réduite.

Le labre est de forme semi-circulaire, garni de contreforts chitineux distaux, chez tous les Symphypléones à pièces buccales broyeuses bien développées alors qu'il est triangulaire avec des contreforts chitineux très réduits, chez les espèces à pièces buccales allongées (Fig. 16, A et E). La chétotaxie labrale diffère dans ces deux groupes : comme le notait Yosii (1966), le labre de *Stenognathellus cassagnaui* porte 4/5, 4, 2 soies alors que, généralement, cette formule est 6/5, 5, 4.

Les caractères du labium sont malaisés à utiliser pour une étude taxonomique. De la base des coxas labiaux, part un organe énigmatique vers la face antérieure du tube ventral, la *linea ventralis*, sorte de gouttière plus ou moins profonde et qui ne présente plus aucune granulation tégumentaire chez les Sympbypléones.

E. — Les antennes.

En dehors d'un rôle spécifique, souvent mécanique, dans la reproduction de certains groupes de Symphypléones, l'antenne est essentiellement un organe sensoriel. Elle est typiquement divisée en quatre articles possédant chacun sa musculature propre. Chez les Symphypléones, il n'existe pas, comme chez certains Poduromorphes (*Neanura, Aethiopella, ...*), de soudure entre deux articles antennaires ; mais il existe un cas d'antenne à 5 articles, chez *Dicyrtomina trukana* (Uchida 1944) sans que le problème de l'origine de l'article supplémentaire (subdivision de l'Ant. I ou de la base de l'antenne) soit clarifié. Les articles antennaires III et IV peuvent être secondairement subsegmentés, sans musculature autonome pour chaque subsegment.

Les Symphypléones portent des antennes relativement longues, dépassant toujours la diagonale céphalique. Les antennes les plus courtes sont celles de *Papirinus* (Ant./Diag. céphal. = 1,15), les plus longues, celles de *Temeritas* (Ant./Diag. céphal. souvent égal à 4).

1. — *Segmentation de l'antenne.*

On peut distinguer 3 types de segmentation, en dehors des antennes des mâles de Sminthurididae, totalement déformés en « organe d'accrochage » :

a) Antennes à longueurs d'articles progressivement croissantes : Ant. I < Ant. II < Ant. III < Ant. IV. C'est le cas de tous les Symphypléones à l'exception des Dicyrtomidae et de *Papirinus*. Leurs antennes sont coudées principalement entre les Ant. III et Ant. IV. Les proportions entre les différents articles antennaires restent à peu près inchangées au cours du cycle vital.

b) Dicyrtomidae : Ant. I < Ant. II < Ant. III > Ant. IV. L'article antennaire IV est beaucoup plus court qu'Ant. III. La coudure principale de l'antenne se situe entre Ant. II et Ant. III. Comme l'avait noté Denis (1933), les rapports antennaires se modifient du premier stade, où Ant. II et Ant. III sont proportionnellement plus courts, aux stades adultes où ces articles ont subi une allométrie majorante.

c) *Papirinus* : ce genre présente des proportions antennaires particulières, Ant. I < Ant. II > Ant. III ⩾ Ant. IV. Sur tous les exemplaires vivants observés à Madagascar, je n'ai pu trouver une coudure marquée sur cette antenne assez courte. Les proportions antennaires sont identiques au premier stade.

Source : MNHN, Paris

2. — *Morphologie, subsegmentation et chétotaxie des articles antennaires.*

Chez les Dicyrtomidae, la subsegmentation, la chétotaxie et les rapports antennaires subissent d'importantes modifications au cours du cycle vital ; les données concernant cette famille seront regroupées indépendamment des caractères généraux communs au reste des Symphypléones.

a) *Cas général.*

Chez la majorité des Symphypléones, les proportions antennaires et la chétotaxie restent à peu près inchangées au cours du cycle vital. Généralement, le relief des articles antennaires non subsegmentés est pratiquement nul, à l'exception des genres *Papirinus*, *Neosminthurus*, *Lipothrix* et *Afrosminthurus* où, sur les trois premiers articles, il est très tourmenté en face antérieure, avec une structure curieuse en plaques (Fig. 17, A) et des Katiannidae qui présentent une papille sur l'Ant. III.

— Ant. I.

Le premier article antennaire est toujours court, assez semblable dans les diverses familles et porte un nombre de soies faible.

— Ant. II.

Le deuxième article antennaire est également assez semblable dans les différentes familles ; il est toujours simple et ne porte de phanères spéciaux que chez *Papirinus*, *Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Afrosminthurus* et *Sphyrotheca* où il existe un ou plusieurs organes ovales.

— Ant. III.

Le troisième article antennaire de tous les Symphypléones à l'exception des Dicyrtomidae est toujours simple. En dehors de l'organe antennaire III, il peut porter quelques organes ovales chez les cinq genres cités ci-dessus, quelques macrochètes souvent disposés ensemble dans le tiers basal de certains Sminthuridae (*Sminthurus*, *Allacma*, *Temeritas*, *Afrosminthurus*), mais également de certains Bourletiellidae, en particulier *Stenognathriopes* et *Bourletiellitas*. Enfin, chez les Katiamidae, il existe chez les deux sexes, une papille simple ou lobée, en position médiane, et dont l'épicuticule est exclusivement constituée de grains primaires ; *Gisinianus flammeolus* fait exception à cette règle.

— Ant. IV.

Entre le type simple et le type subsegmenté, il existe des intermédiaires, soit qu'elle intervienne progressivement au cours du cycle vital, soit que l'article soit simple, avec des rétrécissements.

• Ant. IV simple, avec disposition des soies en verticilles, chez la femelle de *Jeannenotia* et chez *Vesicepholus*.

• Ant. IV simple avec des rétrécissements entre les verticilles de soies chez *Sminthurinus*, *Stenognathellus*, *Zebulonia*, *Gisinianus*, *Katiannellina*, *Collophora* et trois espèces d'*Arrhopalites* (*diversus*, *millsi* et *nivalis*).

• Ant. IV subsegmenté.

Ce type est présent chez les femelles de *Deboutteville*a et de certaines espèces de *Sminthurides*, les deux sexes de *Sminthuridia*, *Yosiides*, *Pygicornides*, *Spinotheca*, *Arrhopalites* (à l'exception de *A. diversus*, *A. millsi*, et *A. nivalis*), *Katianna*, *Parakatianna*, *Pseudokatianna*, *Polykatianna*, des Bourletiellidae et des Sminthuridae.

Sous cette dénomination, on trouve en réalité plusieurs types. Tout d'abord, la subsegmentation n'est jamais totale puisqu'il existe toujours un subsegment basal plus ou moins long qui porte plusieurs verticilles de soies plus ou moins complets, et un subsegment distal présentant de nombreuses soies sans ordre très défini. Typiquement, chaque subsegment intermédiaire porte un verticille de 6 à 8 soies (Fig. 17, B). Le nombre des subsegments intermédiaires peut aller de 1 (*Sminthurides aureolus*) à plus de 40 (certaines espèces de *Temeritas*). Certains auteurs indiquent, dans les descriptions, le nombre de verticilles, d'autres le nombre de subsegments ; il semble préférable d'indiquer, comme Massoud et Betsch (1972), la décomposition du nombre total en 1 basal + n intermédiaires + 1 distal, puis de caractériser les subsegments basal et distal. Le segment basal peut atteindre près de la moitié de l'Ant. IV, comme chez certains *Arrhopalites* en particulier (Fig. 17, D).

De plus, la subsegmentation est souvent progressive au cours du cycle vital : c'est typiquement

Source : MNHN, Paris

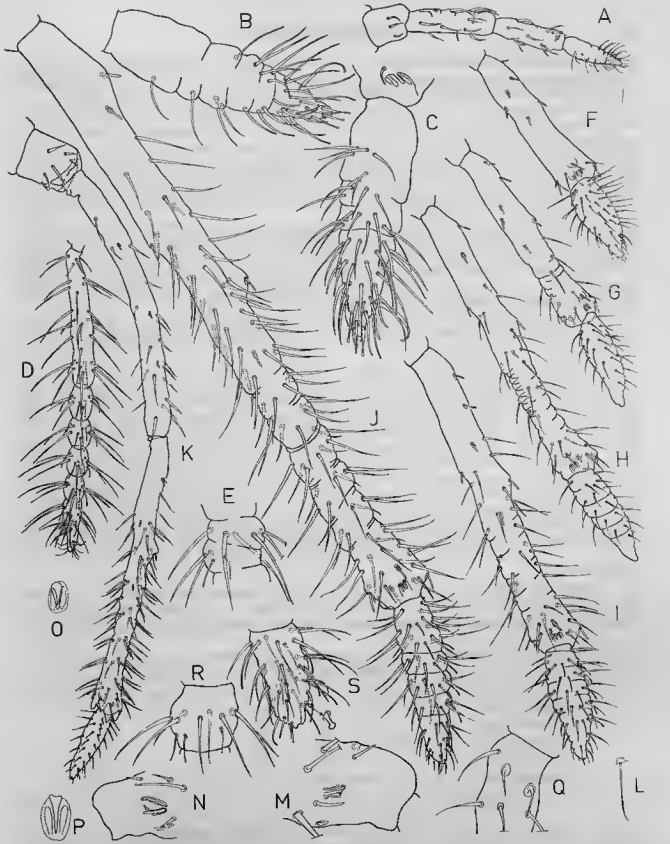

Fig. 17. — Antenne. — A, B et C, antenne complète, face antérieure et face postérieure de l'Ant. IV de *Papirinna ankaratrensis* (d'après Betsch 1974). — D, Ant. IV d'*Arrhopalites pygmaeus*. — E, subsegmentation alternée de l'Ant. IV de *Dalianus galae* (d'après Cassagnau 1969). — F, G, H, I et J, ant. III et Ant. IV des stades I, II, III, IV et adulte de *Papirioides sp.*, de Madagascar. — K, antenne de *Dicyrtomina ornata*. — L, trichobothrie d'Ant. II de *Vatomadiella pauliani* (d'après Betsch 1974). — M, organe sensoriel antennaire III de *Bourletiellitas imerinensis* (d'après Betsch 1974). — N, le même organe chez *Sphyrotheca madagascariensis* (d'après Betsch 1974). — O, le même organe chez *Austrosminthurus mirabilis*. — P, le même organe chez *Sminthurus viridis*. — Q et R, sensilles de la base de l'Ant. IV et subsegment intermédiaire de l'Ant. IV de *Vatomadiella pauliani* (d'après Betsch 1974). — S, subsegment apical de l'Ant. IV de *Lipothrix lubbocki*.

Source : MNHN, Paris

le cas de la femelle de *Sminthurides aquaticus* considérée longtemps comme ayant un Ant. IV simple ; la femelle préadulte présente un Ant. IV simple avec rétrécissements alors que les femelles âgées ont acquis une annellation presque typique (Falkenhahn 1932 ; Massoud et Betsch 1972).

La lignée *Papirinus, Neosminthurus, Lipothrix, Afrosminthurus, Paru sphyrotheca* et *Sphyrotheca* montre une évolution depuis un Ant. IV très imparfaitement subsegmenté vers une subsegmentation nette. Ainsi, *Papirinus* et *Neosminthurus* ne montrent aucun subsegment totalement délimité ; chez *Lipothrix*, il existe trois subsegments parfaitement délimités dans la zone moyenne de l'article alors que de part et d'autre la subsegmentation est très incomplète ; chez *Afrosminthurus* et *Sphyrotheca*, le nombre de subsegments complets est de cinq puis six, mais il existe toujours une assez longue portion basale partiellement subsegmentée.

La chétotaxie de l'Ant. IV de ces genres mérite une attention toute spéciale. Chez *Papirinus*, la disposition en verticilles n'existe pratiquement pas ; de plus, la face postérieure est presque entièrement pileuse alors que la face antérieure est glabre sauf dans le tiers distal (Fig. 17, B et C). Chez *Neosminthurus*, la chétotaxie de l'Ant. IV est encore très pauvre dans sa moitié basale alors qu'elle s'enrichit progressivement chez *Lipothrix*, *Afrosminthurus* et *Sphyrotheca* et que la portion garnie de verticilles de soies s'agrandit parallèlement (Fig. 50, C et 51, D).

Chez *Lipothrix lubbocki*, on passe de l'Ant. IV simple avec rétrécissements au premier stade à l'Ant. IV subsegmenté chez l'adulte alors que, chez *Afrosminthurus*, la subsegmentation définitive est atteinte dès le premier stade.

• Ant. IV à subsegmentation alternée.

Ce type a été décrit par Cassagnau (1969) chez *Dalianus galae* : l'Ant. IV est « subdivisé en 13 et 15 subsegments portant alternativement un verticille de 6 longues soies raides (subsegment n renforcé sur la face interne de l'article) et 2 soies raides + 2 soies sensorielles fines mousses à l'apex (subsegment n + 1 renforcé sur la face externe de l'article) ». En fait, chaque subsegment est divisé en deux parties qui portent, à elles deux, le nombre caractéristique de soies et de sensilles d'un subsegment, l'une essentiellement vers la face interne, l'autre vers la face externe de l'article (Fig. 17, E). Cassagnau précise qu' « une telle structure se retrouve d'ailleurs chez la plupart des *Katianna* et semble donc très caractéristique de cette lignée » ; *K. jeanneli* et *K. hussayi* présentent effectivement une structure voisine (Delamare et Massoud 1963). Une disposition un peu analogue se rencontre dans le genre *Rusekianna* où l'Ant. IV n'est subsegmenté que sur sa face externe et où la disposition des verticilles de soies est oblique par rapport à l'axe de l'article (Betsch 1977 ; Fig. 48, K).

b) *Dicyrtomidae.*

Les antennes des Dicyrtomidae sont originales par leurs rapports antennaires. Chez une femelle adulte de *Dicyrtoma fusca*, Ant. I : Ant. II : Ant. III : Ant. IV = 1 : 5 : 5,7 : 1,3. Ces rapports antennaires varient au cours du cycle des espèces ; chez *Papirioides sp.* de Madagascar (Mad. 720), on obtient :

	Ant. I	Ant. II	Ant. III	Ant. IV	Ant. : Diag. céph.
Premier stade	1	3,5	3,7	1,8	1,8
Deuxième stade	1	3,7	3,85	2,2	2,2
Troisième stade	1	4,5	4,6	1,6	2,1
Quatrième stade	1	4,5	4,75	1,6	2,1
Femelle adulte	1	4,7	5,2	1,2	2,05

Au premier stade, Ant. IV atteint pratiquement la moitié de la longueur d'Ant. III, alors que, chez la femelle adulte, ce rapport est inférieur au quart. Ant. II et Ant. III subissent des allométries majorantes sensiblement parallèles. De plus, l'évolution de la morphologie d'Ant. III et Ant. IV est très intéressante. *Papirioides* et *Ptenothrix* étant classiquement considérés comme ayant un Ant. III

Source : MNHN, Paris

et un Ant. IV bien subsegmentés, le développement des caractères de l'antenne a été étudié chez *Papirioides sp.*

— Ant. I et Ant. II ne voient pratiquement pas de variation de leur morphologie et de leur chétotaxie au cours du cycle vital.

— Ant. III.

Le développement de l'Ant. III a déjà été étudié, bien que partiellement, par Denis (1933) chez *Ptenothrix unicolor*. La seule imprécision réside dans l'incertitude quant au stade des individus puisqu'il distinguait des individus de 0,5 mm, 0,55 mm et 0,8 mm, en regrettant une lacune entre ces deux dernières données. Le développement de l'Ant. III est tout à fait parallèle dans les deux genres *Ptenothrix* et *Papirioides*.

Au premier stade, il n'existe que 2 soies distales sur Ant. III ; le reste de la chétotaxie est constitué de sensilles à Iossette au nombre de 6 dans la partie basale et de 4 sur des bosses tout à fait distales ; entre ces deux groupes, l'Ant. III est glabre (Fig. 17, F). Le nombre et la répartition des sensilles à fossette restent constants pendant toute la vie de l'animal.

Au deuxième stade, il apparaît quelques subdivisions plus ou moins complètes et 8 soies dans la zone précédemment glabre (Fig. 17, G).

Au troisième stade, les annellations deviennent assez nombreuses, une dizaine environ, et il existe une quinzaine de soies dans cette zone annelée. Quelques soies sont apparues entre le troisième et le sixième sensille à Iossette basal (Fig. 17, H).

Le quatrième stade correspond aux individus de 0,8 mm de Denis. Il existe maintenant 4 ou 5 subsegments plus ou moins délimités (les 5 autres sont vraisemblablement devenus des disques intercalaires surtout visibles chez l'adulte) et la pilosité est plus dense (Fig. 17, I).

Chez l'adulte, il existe cinq subsegments dans la moitié distale de l'Ant. III, avec des disques intercalaires non pileux ; la subsegmentation de l'Ant. III, oblique par rapport à l'axe de l'article, s'est donc entièrement effectuée dans la zone dépourvue de sensilles à Iossette. Les soies se sont développées, très nombreuses, sur l'ensemble de l'article, à l'exception de la base où n'existent que deux sensilles à fossettes. Dans la zone subsegmentée, les soies sont disposées en verticilles (Fig. 17, J).

Certains genres de Dicyrtomidae, en particulier *Dicyrtoma* et *Dicyrtomina* (Fig. 17, K), étaient considérés classiquement comme dépourvus d'une annellation nette. En fait, il n'existe pas de différence fondamentale entre leur Ant. III et celui de *Ptenothrix* ou de *Papirioides*. Ce caractère a servi pendant longtemps dans la systématique et a suscité bien des erreurs.

— Ant. IV.

Cet article ne porte aucun sensille à fossette.

Au premier stade, l'Ant. IV est simple, sans rétrécissement, et ses soies sont déjà disposées en verticilles.

Au deuxième stade, des rétrécissements apparaissent qui, dès le troisième stade, font place à des constrictions nettes ; le quatrième article antennaire acquiert assez tôt sa subsegmentation définitive. Les soies du subsegment distal n'ont pas de disposition bien ordonnée.

3. — *Armement sensoriel de l'antenne.*

Les sensilles sont des phanères généralement fins et à apex mousse, reliés à des cellules sensorielles. Parfois, ils peuvent être très courts, en forme de massue ou de champignon. Le rôle sensoriel exact de ces différentes structures est très mal connu ; tout au plus, peut-on supposer un rôle chimiotactile des sensilles de l'Ant. IV, spécialement ceux de la zone apicale avec laquelle l'animal tâte le substrat en permanence. Certaines structures ont peut-être un rôle sensoriel (organes ovales, sensilles à Iossette) ; leur distribution sur les différents articles antennaires a déjà été envisagée. Il n'existe aucune structure sensorielle sur l'Ant. I.

Source : MNHN, Paris

— Ant. II.

Seuls les Bourletiellidae, chez les deux sexes, portent, à la face inférieure de l'apex de l'Ant. II, une longue soie sensorielle fine, du type trichobothrie, insérée au fond d'une cavité, sur une large cupule d'articulation (Fig. 17, L).

— Ant. III.

Tous les Collemboles présentent sur la face postérieure de l'Ant. III, un organe sensoriel antennaire III composé de deux tubules, toujours côte à côte. Chez les Symphypléones, ces deux tubules sont assez courts, généralement parallèles à l'axe de l'article, parfois disposés obliquement par rapport à cet axe ; ils sont très souvents libres et peuvent alors être placés soit à la surface de l'article, soit dans deux dépressions séparées, parfois profondes (*Sphyrotheca madaguscariensis* ; Fig. 17, N), soit dans une dépression commune avec une crête médiane (Dicyrtomidae ; Fig. 17, J). Chez *Bourletiellitas* (Fig. 17, M), les bords externes de la dépression commune peuvent se refermer partiellement, ne laissant plus voir qu'une partie des tubules. Chez plusieurs genres de Sminthuridae (*Sminthurus, Allacma, Caprainea, Novokatianna, Disparrhopalites, Gisinurus*), la dépression commune se referme presque entièrement (Richards 1968 ; Fig. 17, P) ne laissant subsister qu'une ouverture triangulaire étroite : les tubules de l'organe antennaire III sont alors pratiquement enfouis sous le tégument de l'Ant. III. Chez *Austrosminthurus*, les tubules sont situés dans une cavité profonde, mais dont l'ouverture est encore assez large (Fig. 17, O) ; chez *Pararrhopalites*, il existe tous les intermédiaires entre l'ouverture assez large (Fig. 52, C ; *P. sp.* de Guyane) et l'ouverture étroite (Fig. 52, H ; *P. sp.* de Madagascar).

Les deux tubules de l'organe sensoriel antennaire III sont accompagnés par un ou deux « sensilles de garde » fins et assez longs et souvent par un sensille court, subventral. On se reportera à Gough (1971) pour une description exhaustive de l'ensemble des sensilles de l'organe antennaire III chez les différents groupes de Symphypléones.

Les subsegments de l'Ant. III des Dicyrtomidae ne portent aucun sensille.

— Ant. IV.

Le quatrième article antennaire est très richement garni de soies sensorielles de formes diverses, particulièrement à son apex où il est souvent très difficile de différencier les soies des sensilles.

Lorsque l'Ant. IV n'est pas subsegmenté, son tiers basal ne présente pas de sensille ; sur le reste de l'article, les sensilles sont au nombre de deux par verticilles de soies.

Chez les espèces dont l'Ant. IV est partiellement ou totalement subsegmenté, le subsegment basal ne présente pas de sensille, sauf chez tous les Bourletiellidae où il existe deux sensilles antérieurs basaux, à embase très large (Fig. 17, Q). Lorsque le subsegment basal est long (*Arrhopalites* par exemple), les sensilles sont implantés sur chaque subsegment intermédiaire. Lorsque le subsegment basal est court, plusieurs subsegments intermédiaires proximaux ne présentent pas de sensille. En général, un subsegment intermédiaire, lorsqu'il porte des sensilles, en présente une paire, externe.

Le subsegment distal porte de très nombreux sensilles ; les plus distaux sont courts et assez épais ; souvent, un sensille externe est de grande taille, très arqué, à extrémité parfois légèrement capitée (*Papirinus*). Enfin, certains genres présentent une massue apicale exsertile qui a vraisemblablement un rôle sensoriel.

V. — LES APPENDICES THORACIQUES : LES PATTES

Les pattes des Collemboles, au nombre de trois paires, sont classiquement considérées comme étant formées des segments suivants : précoxa I, précoxa II, coxa, trochanter, fémur, tibiotarse et prétarse qui porte la griffe composée d'un ongle, externe, et d'un empodium, interne. Le tibiotarse n'est pas subdivisé chez les Symphypléones.

Source : MNHN, Paris

La première paire de pattes est dirigée vers l'avant alors que la deuxième et, surtout, la troisième paire sont orientées vers l'arrière ; de ce fait, la pilosité des coxa et fémur des P_1 est essentiellement située sur la face postérieure alors qu'elle est surtout antérieure sur les deux autres paires.

De très nombreux caractères sont utilisés en systématique ; un certain nombre qui étaient, jusqu'alors, définis de manière assez grossière seront précisés et l'intérêt de certains autres, mis en valeur par Richards (1968), sera discuté. Le processus précoxal, présent sur le précoxa I des P_2 et P_3, mais dont l'intérêt pratique est très limité, sera négligé.

Note préliminaire sur les « organes ovales » :

Richards (1968) a mis en évidence et défini ces formations, « de rôle apparemment sensoriel qui sont des modifications du tégument ». Du point de vue structure, ce sont des crêtes portées par une plage ovale de grains primaires ; une extrémité de la crête peut être libre, et on a l'impression d'une très petite épine accolée contre le tégument. Richards précise que ces formations sont limitées aux coxa et trochanter des P_2 et P_3 des Sminthuridae et Bourletiellidae, mais en fait, leur répartition est beaucoup plus générale.

De plus, la pointe libre de la crête peut s'allonger. Parfois, il est évident, sur un segment à chétotaxie très réduite, comme les coxa et trochanter, qu'il s'agit d'une soie transformée ; mais, sur les fémur et tibiotarse, on peut trouver de très courtes pointes portées par des protubérances et il est difficile d'affirmer qu'il s'agit d'une soie transformée. Le terme « organe ovale » sera réservé à une crête entièrement accolée à l'embase ou dont la pointe libre est très courte et celui de « courte épine accolée » aux autres structures.

A. — Coxa.

Sur P_1, la chétotaxie est réduite, généralement à une soie, parfois aucune. Sur les P_2 et P_3, il existe quelques soies et un organe ovale chez les Bourletiellidae — Sminthuridae ou une courte épine accolée chez les Katiannidae. On peut aussi y distinguer une petite pointe tégumentaire.

B. — Trochanter.

Il porte un nombre réduit de soies. Selon Richards (1968), la chétotaxie du trochanter métathoracique est caractéristique des familles et parfois des genres. Richards y distingue un champ proximal et un champ distal. Le champ proximal, limité à deux soies, peut disparaître partiellement ou complètement chez les Sminthuridïdae, Katiannidae, *Vesicephalus* et *Papirinus*. Le champ distal, composé de deux soies chez les Sminthuridïdae, peut voir l'une de ces soies remplacée par une courte épine accolée (Arrhopalitidae et Katiannidae) ou une troisième lui être adjointe.

L'intérêt de la chétotaxie métatrochantéralc est tout de même assez réduit du fait qu'une formule donnée peut caractériser une famille toute entière ou un genre particulier qui, par ailleurs, sont bien définis par des caractères plus visibles et souvent plus importants.

Des organes ovales sont présents sur les P_2 et P_3 des Sminthuridae et sur toutes les pattes des Bourletiellidae.

La face postérieure du trochanter de P_2 présente généralement une soie qui peut se transformer en épine chez *Papirinus* et tous les Sminthuridae, à l'exception de *Sminthurus*. Des épines trochantérales existent également sur les P_1 et P_2 de *Papirinus* et de la lignée *Neosminthurus — Sphyrotheca*.

C. — Fémur.

Seul, le fémur de P_1 porte toujours une épine, antérieure, qui n'est pas perpendiculaire au tégument mais est arquée le long du segment. Pourtant, quelques chétotaxies sont caractéristiques : *Papirinus* dont les fémurs des trois pattes portent une courte épine appliquée et, sur la P_1 seulement, 2 fortes épines antérieures ; *Neosminthurus* dont le fémur de P_1 présente également 2 épines et celui

Source : MNHN, Paris

de P_3 une forte protubérance molle postérieure ornée uniquement de grains primaires ; *Lipothrix* dont le fémur de P_3 porte dès le premier stade, une épine caractéristique munie d'ailettes et prolongée par un long filament (Fig. 18, D).

D. — Tibiotarse.

La chétotaxie du tibiotarse comprend de très nombreux phanères caractéristiques, très utilisés en systématique.

1. — *Caractères généraux de la chétotaxie tibiotarsale.*

En principe, les faces externe, postérieure et antérieure sont couvertes de soies normales ; la face interne porte toujours des soies plus épaisses allant jusqu'à devenir franchement spiniformes.

2. — *Particularités de la chétotaxie tibiotarsale.*

a) *Soies particulières.*

Papirinus, *Neosminthurus* et *Lipothrix* présentent des soies externes assez courtes, à apex mousse, toutes portées par une protubérance, dans la moitié basale du tibiotarse. Dans la moitié distale du segment, elles sont allongées, souvent implantées sur des protubérances (Fig. 18, B).

Chez *Neosminthurus*, la soie externe distale des trois pattes est arquée en demi-cercle et fait le tour de la face externe du segment (Fig. 18, C). Chez *Lipothrix*, cette soie n'est arquée que dans sa moitié apicale (Fig. 18, E).

b) *Épines particulières.*

— *Papirinus* : sur la P_3, dès le premier stade, il existe deux épines internes à apex recourbé en crochet et prolongé par une courte aiguille très fine (Fig. 18, B).

— *Sphaeridia*, *Denisiella* (Fig. 18, A) : ces deux genres portent, sur la face postérieure du tibiotarse de P_3, 2 à 4 épines arquées à très fortes dents mousses, chez les deux sexes (leur nombre, dans un même genre, dépend du sexe de l'animal).

— Dicyrtomidae : les épines postérieures du tibiotarse de P_3 sont très utiles pour la détermination générique. Chez *Ptenothrix*, *Papirioides* et *Bothriovulsus*, elles sont au nombre de deux, en feuille de chêne (Fig. 18, M) ; chez *Dicyrtoma*, *Dicyrtomina*, *Calvatomina*, il en existe trois, épaisses et finement dentées chez *Dicyrtoma*, plus fines, lisses et à apex mousse chez *Dicyrtomina* et *Calvatomina*. Elles sont reconnaissables, au moins par leur nombre, dès le premier stade : dans tous les genres de Dicyrtomidae, elles sont courtes ; elles subissent par la suite, à chaque stade, une allométrie majorante par rapport aux autres soies et épines. Leur forme, au cours du développement, est aussi caractéristique : dès le premier stade, chez le groupe *Ptenothrix* — *Papirioides* (Fig. 18, J à L), les deux épines ont déjà quelques expansions latérales mousses ; chez *Dicyrtoma* (Fig. 18, G à I), ce sont trois grosses épines très courtes ; *Dicyrtomina* et *Calvatomina* portent trois courtes épines à apex mousse légèrement élargi. Ainsi, dans une population de Dicyrtomidae, par ce caractère, par la griffe et par l'armement en trichobothries du grand abdominal, l'attribution générique de tous les stades ne pose aucune difficulté.

— Bourletiellidae.

Jusqu'à présent, on distinguait classiquement les genres dépourvus d'épines (*Bourletiella*, *Deuterosminthurus*, *Heterosminthurus*, *Fuscosminthurus*), *Rastriopes* caractérisé par une rangée d'épines constituant l'organe rastral et les autres genres dont les épines sont disposées sans ordre ; seul, parmi ces derniers, *Andiella* présentait une particularité, ses épines tronquées à l'apex. Cette vue simpliste est modifiée ainsi (Betsch 1977) :

Bourletiella, *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus* sont tout de même pourvus d'épines internes, longuement coniques. *Rustriopes* dispose en plus, d'un organe rastral sur la P_3, c'est-à-dire d'une rangée

Source : MNHN, Paris

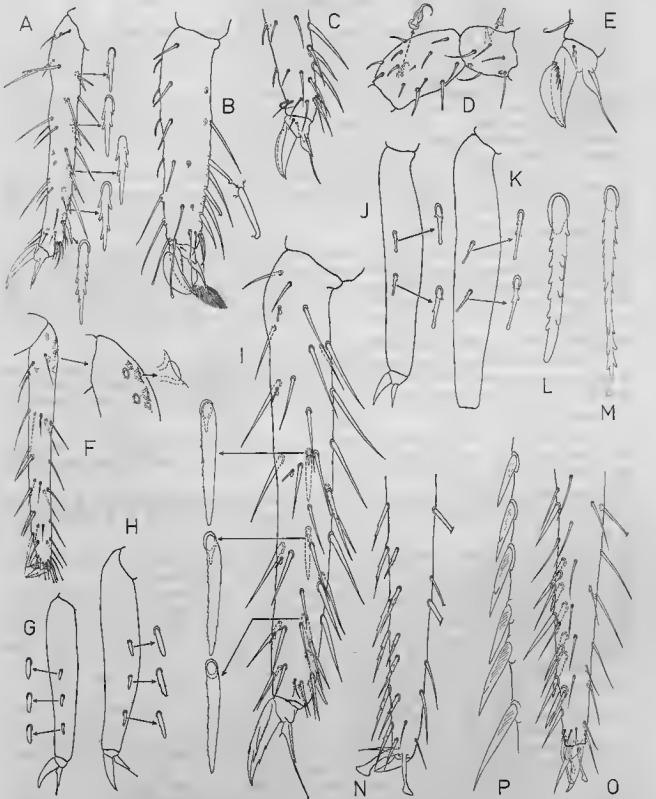

Fig. 18. — Appendices thoraciques. — A, patte postérieure de *Denisiella sp.*, de Madagascar. — B, patte postérieure de *Papirinus ankaratrensis* (d'après Betsch 1974). — C, patte postérieure de *Neosmithurus clavatus*. — D et E, trochanter et griffe de la patte postérieure de *Lipothrix babbocki*. — F, patte antérieure de *Russekianna mongolica* (d'après Betsch 1977). — G, H et I, tibiotarse de la patte postérieure des stades I, II et adulte de *Dicyrtoma fusca*. — — J, K et L, tibiotarse de la patte postérieure des stades I, II et adulte de *Papirioides sp.*, de Madagascar.— M, épine tibiotarsale de la patte postérieure de *Ptenothrix atra*. — N, tibiotarse de la patte postérieure de *Stenognathriopes hiltheri* (d'après Betsch et Lasebikan 1979). — O et P, tibiotarse et organe rastral de la patte postérieure de *Rastriopes sp.*, de Madagascar.

Source : MNHN, Paris

d'épines postérieures aplaties, certaines étant pourvues d'une à trois dents (Fig. 18, O et P) ; chez *Stenognathriopes*, l'organe rastral (selon Denis 1948 et Delamare et Massoud 1964) est très peu net et il convient plutôt de parler de nombreuses épines tibiotarsales denticulées sur les trois paires de pattes (Fig. 18, N ; Betsch et Lasebikan 1979).

Tous les autres Bourletiellidae, à l'exception des Parabourletiellinae, portent des épines internes, coniques dans leur partie basale, puis aplaties dans leur partie distale. La zone aplatie est courte et rectiligne chez *Corynephoria*, courte et recourbée chez *Bourletides*, longue et recourbée chez *Bovicornia Massoudia* et *Kaszabellina* (Fig. 19, J à M) ; enfin, l'aplatissement est brusque, donnant un aspect tronqué chez *Prorastriopes* (= *Andiella* et *Fasciosminthurus* ; Fig. 19, I).

Enfin, les Parabourletiellinae (*Parabourletiella, Bourletiellitas, Paulianitas, Anjavidiella* et *Vatomadiella*) présentent des épines internes coniques, mais la plus distale est munie de deux ailettes sur la P_1 uniquement, chez les deux sexes (Fig. 18, N ; Betsch 1974).

c) *Organe tibiotarsal.*

Cet organe caractérise tous les stades, et donc les deux sexes de tous les Sminthurididae à l'exception des genres *Sphaeridia, Denisiella* et *Deboutvillea*, dans la partie distale du tibiotarse de P_3. Il est constitué de trois appendices : e_1, une longue épine généralement pourvue d'une ailette soudée ou non sur toute sa longueur à l'axe et située sur une bosse, e_2 et e_3, deux petites épines en massue, à apex souvent pointu, sans embase caractéristique (Betsch et Massoud 1970 ; Fig. 19, A).

d) *Organes ovales et courtes épines accolées.*

Les Arrhopalitidae, les Katiannidae, les Dicyrtomidae et *Vesicephalus* ne semblent présenter ni organe ovale, ni courte épine accolée. Par contre, les Sminthurididae, *Papirinus*, les Sminthuridae et les Bourletiellidae portent un nombre variable (1 à 4) d'organes ovales ou épines accolées.

e) *Sensilles á fossette.*

Le tibiotarse des Dicyrtomidae porte des sensilles à fossette sensiblement externes. Chez *Dicyrtoma fusca*, il en existe 4 sur P_1, 5 sur P_2 et P_3 (Fig. 18, I). Au premier stade, ils sont tous présents, mais le reste de la chétotaxie tibiotarsale est réduit.

f) Le genre *Rusekianna* est caractérisé par 6 ou 7 petits organes probablement sensoriels émergeant d'une sorte de puits sur les bases des tibiotarses des trois paires de pattes (Fig. 18, F ; Betsch 1977).

g) *Ergots capités.*

Ce sont des soies tibiotarsales externes ou postérieures, distales, à apex capité, qui caractérisent les Katiannidae, les Bourletiellidae, *Papirinus* et sept espèces de *Sminthurus*.

— Chez les Katiannidae, les ergots capités sont toujours fins et dressés. Leur nombre varie de 2 à 11 selon les genres, mais également selon les pattes d'un même individu. Ainsi, chez *Stenognathellus sp.* de Madagascar (RCP Mad 4008), il existe 2 ergots capités distaux, côte à côte, sur la face externe du tibiotarse de P_1 et P_2 ; juste au-dessus d'eux, en position médiane, on trouve une soie dressée, non capitée ; c'est cette soie qui, sur P_3, est le troisième ergot capité.

Chez *Katiannellina*, les 9 ergots s'évasent à leur base et leur embase, très large, est pourvue d'une carène du côté de l'apex du tibiotarse (Delamare et Massoud 1963).

— Les ergots de *Papirinus* ressemblent, en un peu plus épais, à ceux des Katiannidae et sont pratiquement rectilignes. Il en existe 2 sur P_2 et P_3, 3 sur P_1 (Fig. 19, C).

— Parmi les Sminthuridae, six espèces de *Sminthurus* (*sylvestris, flaviceps, sensibilis, guthriei, lesnei, bulgaricus* et *gattoi*) présentent de 1 à 3 très longs ergots dressés, spatulés à leur apex. De même, il existe un ergot spatulé sur P_2 et P_3 de *Richardsitas*.

— Chez les Bourletiellidae, les ergots capités sont placés sur la face postérieure du tibiotarse et sont très caractéristiques par leur forme et leur taille : ils sont toujours épais, fortement capités, et, dans leur moitié basale, assez étroitement appliqués contre le tibiotarse et la griffe. Généralement, on en compte trois ; souvent, il en existe trois sur P_1 et P_2 et deux sur P_3 (*Bourletiella, Deuterosminthurus, Heterosminthurus, Stenognathriopes*). Chez *Stenognathriopes* (Fig. 19, G), les ergots sont très

Source : MNHN, Paris

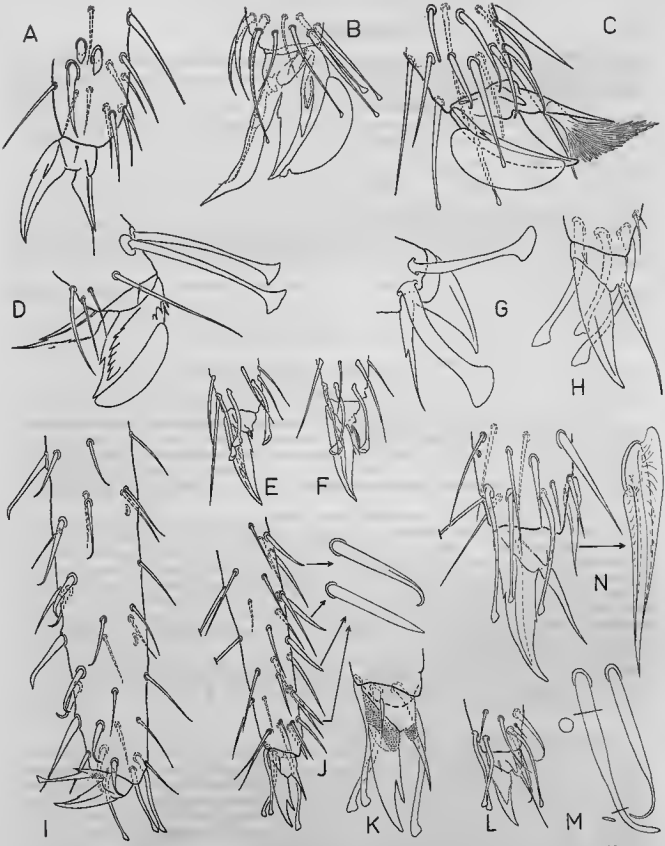

Fig. 19. — Appendices thoraciques. — A, griffe postérieure de *Sminthurides sexoculatus* (d'après Betsch et Massoud 1970). — B, griffe antérieure de *Vesicephalus occidentalis* (d'après Delamare et Massoud 1964). — C, griffe antérieure de *Papirinus ankaratrensis* (d'après Betsch 1974). — D, griffe moyenne de *Sminthurus gattoi*. — E et F, griffe antérieure et postérieure de *Pseudosinurtellella spinata* (d'après Yosii et Lee 1963). — G, griffe postérieure de *Stenognathriopes hiltheri* (d'après Betsch et Lasebikan 1979). — H, griffe postérieure de *Rastriopes sp.* de Madagascar. — I, tibiotarse de la patte moyenne de *Prorastriopes pulcher*. — J et K, patte postérieure de *Kaszabellina variabilis* (d'après Betsch 1977). — L et M, griffe antérieure et épines tibiotarsales de *Massoudia griveaudi* (d'après Betsch 1974). — N, griffe antérieure de *Vatomadiella pauliani* (d'après Betsch 1974).

Source : MNHN, Paris

robustes, particulièrement un sur P_3, qui en déforme la partie distale du tibiotarse. *Parabourletiella* ne présente que deux ergots sur P_1 et P_2 et un seul sur P_3. Enfin, *Corynephoria* est caractérisé par quatre ergots capités (Greenslade 1977).

Le rôle des ergots est vraisemblablement uniquement mécanique, dans la locomotion. Ainsi *Papirinus* repose sur le substrat par la tunique de l'ongle et ses ergots ; la pointe de l'ongle et l'appendice empodial, pourtant extraordinairement développé, ne servent généralement pas.

E. — Prétarse.

Ce court article sert de support à la griffe. Chez les Bourletiellidae, il n'existe qu'une seule soie prétarsale, sur la face antérieure ; cette soie est réduite à une courte pointe directement fichée dans le tégument, sans embase chez *Rastriopes* (Fig. 19, H) et semble même manquer totalement chez *Stenognathriopes* (Fig. 19, G).

Chez tous les autres Symphypléones, il existe deux soies prétarsales, une antérieure et une postérieure.

F. — Griffe.

Généralement, elle comporte deux parties : l'ongle et l'empodium.

1. — *L'ongle.*

Schématiquement, l'ongle est une pyramide à base triangulaire légèrement arquée dont l'une des crêtes est interne, les deux autres latérales. La face externe de l'ongle est bombée et toujours dépourvue de granulations tégumentaires ; les faces postéro-interne et antéro-interne sont ornées de granulations tégumentaires à l'exception d'un ourlet lisse le long de la presque totalité de la crête interne. La face externe lisse est hydrophile, les grains tégumentaires sont hydrophobes et empêchent l'animal de s'enfoncer dans l'eau.

Les crêtes latérales portent souvent des dents ; certaines dents basales peuvent se souder et s'hypertrophier pour former deux lames latérales plus ou moins longues, les pseudonychiae, dont l'exemple le plus caractéristique est fourni par le genre *Dicyrtomina*. Souvent, la face externe est partiellement surmontée d'une enveloppe fine proéminente, très fragile qui peut être souvent écrasée, la tunique. Richards (1968) indique que le développement des pseudonychiae et de la tunique est associée ; c'est généralement exact, mais il faut signaler qu'il existe des exceptions : *Papirinus* où la tunique est très développée et les pseudonychiae assez réduits ou certains *Sphyrotheca* où les pseudonychiae sont pratiquement réduits à une forte dent. Enfin, au premier stade de *Dicyrtomina minuta*, il est pratiquement impossible de déceler la tunique.

Malgré la diversité des formes et des détails de structure, l'ongle des Symphypléones correspond toujours au schéma général. Une originalité à signaler toutefois : chez *Gisinurus*, une cavité est creusée latéralement dans le corps de l'ongle (Dallai 1970 ; Fig. 53, K).

2. — *L'empodium.*

Typiquement, l'empodium des Symphypléones est constitué d'un axe épais muni de trois lamelles, l'une externe (par rapport à l'ensemble de la patte, c'est-à-dire dirigée vers la griffe), la seconde sub-interne, la troisième antérieure. Sur la face postérieure, la base de l'empodium est flanquée d'un tubercule empodial. Contrairement à une idée très répandue, dans le cas d'un empodium typique, le filament empodial n'est pas une expansion de l'axe de l'empodium, mais de la lamelle externe ; l'axe se termine en une pointe, interne par rapport au filament empodial. Un empodium typique est orné de grains primaires sauf sur les crêtes des lamelles et le filament.

L'appendice empodial subit de très nombreuses et importantes variations que l'on peut schématiquement regrouper en une série hypertrophiée d'une part, en une série régressée d'autre part.

Source : MNHN, Paris

Les deux processus semblent d'ailleurs débuter par le même phénomène : la réduction des lamelles empodiales. La seule exception notable est fournie par *Pseudobourletiella spinata* dont l'empodium de P_3 est de taille modeste et celui de P_1 et P_2 très réduit et dont les lamelles restent présentes (Yosii et Lee 1963 ; Fig. 19, E et F).

a) *Série hypertrophiée.*

Elle est représentée par *Vesicephalus* et *Papirinus*. Chez *Vesicephalus*, le corps empodial est réduit, mais porte un long filament empodial et une lamelle latérale très allongée et très large qui dépasse nettement l'apex du filament empodial : le filament empodial et la lamelle latérale sont donc placés côte à côte (Delamare et Massoud 1964 ; Fig. 19, B). Chez *Papirinus*, le corps empodial est court, épais et granuleux ; il donne naissance, côte à côte, à une forte pointe et à un axe fortement ramifié sur la face postérieure. Les homologies sont difficiles à établir entre ces deux organes d'une part, et la pointe de l'empodium et le filament empodial d'autre part (Fig. 19, C).

b) *Série régressée.*

Elle se développe chez les Bourletiellidae. Chez les genres classiques *Bourletiella*, *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus*, les lamelles empodiales sont présentes ; pourtant l'empodium de P_1 d'*Heterosminthurus* porte des lamelles peu développées et est directement prolongé par un long filament épais et arqué.

Chez les autres Bourletiellidae, on assiste à la disparition progressive des lamelles empodiales. Le corps empodial granuleux est directement prolongé par un filament empodial chez *Prorastriopes* (Fig. 19, I), *Kaszabellina* (Fig. 19, K), *Massoudia* (Fig. 19, L), *Bovicornia*, *Bourletiellitas*, *Anjavidiella*, *Vatomadiella* (Fig. 19, N), *Paulianitas* et *Parabourletiella*. Chez *Corynephoria* et *Aneuempodialis*, l'empodium a totalement disparu ; de nombreux auteurs ont signalé un empodium en forme d'ergot capité chez *Corynephoria*, mais le point d'insertion de cette structure se trouve sur le tibiotarse et non pas sur le prétarse (Greenslade 1977).

La réduction des lamelles empodiales est aussi largement amorcée chez *Allacma fusca*.

VI. — LES APPENDICES ABDOMINAUX

Ils sont au nombre de trois : le tube ventral sur le premier segment abdominal, le rétinacle (ou tenaculum) sur le troisième et la furca sur le quatrième.

Leur origine est paire : Denis (1949) indique, en résumé des travaux antérieurs, que le tube ventral, le rétinacle et le manubrium de la furca seraient des syncoxa. Très généralement, chez les Collemboles, ces trois formations sont devenues impaires, mais de nombreux indices attestent de leur origine paire : l'embryologie (Bretfeld 1963), les appendices abdominaux partiellement pairs chez certains genres de Symphypléones (*Collophora*, *Papirinus*).

Chez certains Collemboles, en particulier les Poduromorphes et les Isotomides, la furca régresse pour disparaître totalement chez certains genres ou espèces où il ne subsiste plus que deux petits tubercules portant quelques soies ; parfois même, seules les soies restent en place. Selon Massoud et Najt (1975), les soies qui ornent la face postérieure du manubrium (il n'y a jamais de soie antérieure) représentent la chétotaxie sternale normale du segment abdominal IV ; chez les espèces à furca totalement régressée, cette chétotaxie du manubrium se trouve donc sur le sternite et est identique à la chétotaxie manubriale des espèces voisines à furca développée ; par contre, si les dentes disparaissent, la chétotaxie dentale ne subsiste pas. Ces auteurs en concluent que le manubrium serait une partie, décollée, du sternite. Les régressions de la furca et du rétinacle sont parallèles. Chez les Symphypléones, la furca et le rétinacle sont toujours bien développés.

Source : MNHN, Paris

A. — Le tube ventral.

C'est, dans l'immense majorité des cas, un organe cylindrique pourvu, à son extrémité, de deux clapets laissant le passage à deux filaments exsertiles. Ces filaments se dévaginent par la pression du liquide interne et sont rappelés par un système musculaire qui est double chez *Allacma* : un faisceau, placé à mi-longueur des filaments, en rappelle une moitié, un faisceau inséré à leur apex permet de faire rentrer la moitié apicale. Généralement, une paire de soies sont implantées à l'extrémité du tube ventral. La *linea ventralis* qui prend naissance à la base du labium s'étend jusqu'à l'apex du tube ventral, en face antérieure.

1. — *Le tube ventral proprement dit.*

L'origine paire du tube ventral est encore décelable chez de nombreux Symphypléones. Chez les Poduromorphes Brachystomellidae, dans la lignée des *Brachystomella*, il existe même un tube ventral presque entièrement divisé en deux.

Chez les Symphypléones, le corps du tube ventral est partiellement pair dans plusieurs groupes : chez les Sminthurididae, le tiers distal est fendu selon le plan sagital, les deux soies étant distales (Fig. 20, A) ; les deux exemples les plus caractéristiques à ce point de vue sont *Papirinus* (Yosii 1970 ; Betsch 1974) et *Collophora* (signalé par Richards 1968, mais interprété de manière erronée). Dans ces deux genres, la moitié basale du corps est impaire et porte deux corps cylindriques très nettement séparés, terminés chacun par une soie. L'ensemble du tube ventral est assez court chez *Papirinus* (Fig. 20, C), allongé chez *Collophora* (Fig. 20, B). Chez *Sminthurinus*, la structure est la même, mais la portion distale paire est réduite.

Contrairement à l'opinion de Richards (1968), le tube ventral pair ou partiellement pair est le caractère primitif.

2. — *Les filaments exsertiles.*

Leur rôle est essentiel dans l'équilibre ionique et hydrique du milieu interne (Nobble-Nesbitt 1963). La morphologie des filaments exsertiles du tube ventral peut constituer un caractère systématique important pour la séparation des familles de Symphypléones ; je considère en outre que son intérêt est très grand du point de vue phylétique (Fig. 20, D à G).

Dans les familles caractérisées par des filaments entièrement tuberculés à l'état adulte, ceux-ci présentent trois portions de longueur très inégale :

— une courte portion basale à une (Dicyrtomidae) ou deux rangées de tubercules (Sminthuridae et Bourletiellidae) ;

— une courte portion intermédiaire dont la face antérieure est tuberculée ;

— une longue portion distale entièrement tuberculée ; c'est ce dernier caractère qui est seul inscrit dans le tableau joint.

Le développement de ce caractère au cours du cycle vital passe par trois phases chez les Dicyrtomidae (stades I à une rangée, II à face antérieure tuberculée, III à adulte, entièrement tuberculé) et par deux phases chez les Sminthuridae et les Bourletiellidae (stades I et II à adulte). Ces phases font passer ces familles par des types connus à l'état adulte chez les Arrhopalites, Katiannidae et les genres-charnière.

Source : MNHN, Paris

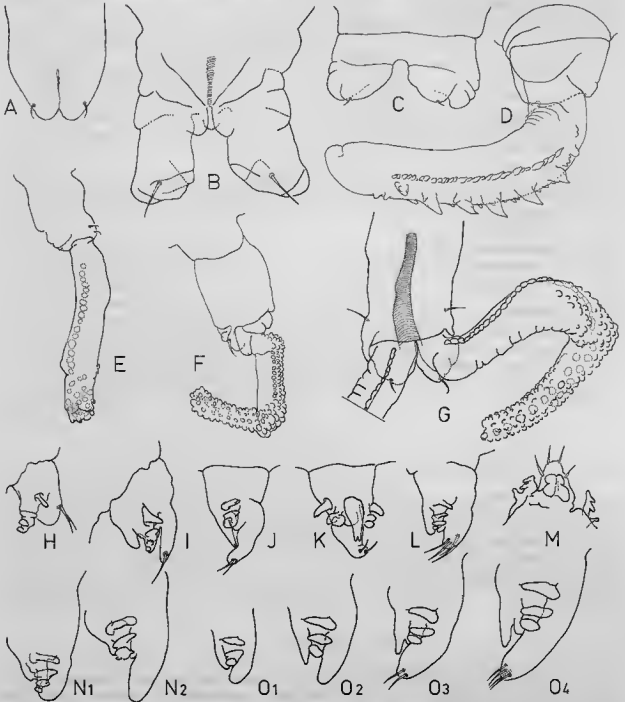

FIG. 20. — Appendices abdominaux. — A à G, tube ventral de *Sminthurides aquaticus* (A), *Collophora sp.* de Madagascar (B), *Papirinus ankaratrensis* (C et D, d'après BETSCH 1974), *Millsurus sminthurinus* (E), *Neosminthurus clavatus* (F), *Dicyrtomina ornata* (G). — H à O, rétinacle de *Denisiella sp.*, de Madagascar (H), *Zebulonia massoudi* (I, d'après BETSCH 1970), *Papirinus ankaratrensis* (J et K, d'après BETSCH 1974), *Dicyrtoma fusca* (L), *Gibberathrix tsugarensis* (M, d'après YOSII 1970), *Bourletiellitas imerinensis* (N_1 et N_2, premier et deuxième stades), *Allacma fusca* (O_1 à O_4, premier, deuxième, troisième et quatrième stades).

Source : MNHN, Paris

Évolution des filaments du tube ventral à travers l'ordre, et pour certains groupes aux différents stades du cycle vital :

Unité taxonomique	caractères des filaments du tube ventral					
	courts et lisses	longs et lisses	tuberculés 1 rangée	tuberculés 2 rangées	tuberculés face antér.	tuberculés entièrement
Sminthuridídae	×					
Arrhopalitidae		×				
Katiannidae		×				
Genres-charnière						
• *Vesicephalus*		×				
• *Rusekianna*			×			
• *Katiannina*				×		
• *Papirinus*				×		
• *Millsurus*					×	
Dicyrtomidae						
• 1er stade		×				
• 2e stade			×			
• 3e st. → adulte						×
Sminthuridae						
— Sphyrothecinae						
• 1er stade		×				
• 2e st. → ad.						×
— Sminthurinae						
• 1er stade				×		
• 2e st. → ad.						×
Bourletiellidae						
• 1er stade				×		
• 2e st. → ad.						×

B. — Le rétinacle.

Cet organe sert à l'accrochage de la furca. Il est composé, chez tous les Collemboles, d'un corps portant, de chaque côté, un bras présentant généralement quatre dents. Chez certains groupes, mais particulièrement chez les Symphypléones, le corps du rétinacle se subdivise en un corps central, un lobe antérieur portant de une à quatre soies et un lobe postérieur glabre. Les lobes antérieur et postérieur sont très courts chez les Sminthuridídae (Fig. 20, H), s'allongent chez les Arrhopalitidae ; puis le lobe postérieur régresse chez les Katiannidae (Fig. 20, I), les Sminthuridae (Fig. 20, O 4), les Dicyrtomidae (Fig. 20, L) et surtout chez les Bourletiellidae (Fig. 20, N 2). Chez trois genres au moins, *Collophora*, *Papirinus* (Fig. 20, K) et *Gibberathrix* (Fig. 20, M), le lobe postérieur a un apex bifurqué.

Les bras, ou rami, présentent trois dents chez les Symphypléones, parfois seulement deux.

Source : MNHN, Paris

Comme l'a très justement fait remarquer Richards (1968), la dent basale des autres Collemboles s'est trouvée déplacée pratiquement sur le corps du rétinacle en un tubercule basal. Selon la conception classique, les Sminthuridídae, Arrhopalitidae, Katiannidae et Dicyrtomidae étaient caractérisés par un tubercule basal et trois dents de chaque côté du rétinacle, alors que chez les autres Symphypléones, le tubercule basal disparaissait. Richards affirme que, dans ce dernier cas, c'est la dent apicale qui disparaît ; le tubercule basal subsiste chez tous les Symphypléones adultes. Je peux confirmer totalement le point de vue de Richards.

Chez les différentes familles de Symphypléones, les caractères des adultes sont les suivants :

— Sminthuridídae, Spinothecidae, Arrhopalitidae, Katiannidae, Dicyrtomidae, *Katiannina*, *Millsurus* et *Rusekianna* : un tubercule basal et trois dents par côté. Parmi les Dicyrtomidae, seul *Gibberathrix tsugarensis* ne présente qu'un tubercule basal et deux dents par côté (Yosii 1970 ; Fig. 20, M).

— *Papirinus*, *Vesicephalus*, *Gibberathrix*, Sminthuridae, Bourletiellidae : un tubercule basal et deux dents par côté. Trois exceptions sont à signaler chez les Bourletiellidae, *Pseudobourletiella*, *Rastriopes* et *Bourletides*, et une chez les Sminthuridae, *Sminthurus serrulatus*, où il existe trois dents par côté.

Le développement de ce caractère a été étudié par Richards (1968) et par Betsch (1974) : au premier stade, tous les Symphypléones, à l'exception de *Allacma fusca*, ont un rétinacle caractérisé par un tubercule basal et trois dents ; seul, *Allacma fusca* (mais pas *A. gallica*) ne présente que deux dents sur chaque bras (Fig. 20, O 1).

Chez plusieurs genres (*Bourletiellitas*, *Anjavidiella*, *Vatomadiella*, *Temeritas*, *Sminthurus*), j'ai pu observer qu'au deuxième stade, la dent distale était fortement réduite à un très petit appendice de la dent moyenne (Fig. 20, N2) ; au troisième stade, la dent distale a totalement disparu.

Aux premier et deuxième stades, aucun Symphypléone ne présente de soie sur le lobe antérieur. Ce n'est qu'au troisième stade qu'une paire de soies y apparaissent. Chez les genres qui, aux stades adultes, présentent 3 ou 4 paires de soies, la série complète n'est réalisée qu'au quatrième stade (Fig. 20, O 4).

C. — La furca.

Cet organe est typiquement composé de trois parties : le manubrium, impair, une paire de dentes et une paire de mucrons.

La chétotaxie du manubrium ne semble pas avoir d'intérêt systématique notable chez les Symphypléones ; tout au plus, peut-on noter que, dans certains genres, les soies deviennent plumeuses. Les Symphypléones ne présentent pas de subdivision dentale, mais une pseudo-subdivision peut apparaître chez certains *Sphaeridia* et au premier stade de certains Sminthuridídae, en particulier *Jeannenotia* (Betsch et Massoud 1970 ; Fig. 21, A). Enfin, dans le groupe, la dens et le mucron sont toujours bien développés, contrairement à ce qui se passe chez les Isotomides, certains Entomobryens, en particulier *Microfalcula*, et certains Poduromorphes.

1. — *La dens.*

a) *Morphologie de la dens.*

Les seuls caractères morphologiques notables concernent les papilles tégumentaires basales ou distales dans certains groupes.

Les Sminthuridídae, au premier stade, présentent tous une paire de papilles tégumentaires basales internes. Dès le deuxième stade, celles-ci disparaissent dans tous les genres à l'exception de *Sphaeridia* où elles subsistent même chez l'adulte. Chez *Sminthurides condei*, on observe une espèce d'annellation de la dens due à des alignements de gros grains tégumentaires provoquant de petits plis réguliers. Tous les stades des Arrhopalitidae, en particulier *Collophora*, présentent également une paire de papilles basales internes. Enfin, *Stenognathriopes* est caractérisé par un élargissement distal des dentes.

Source : MNHN, Paris

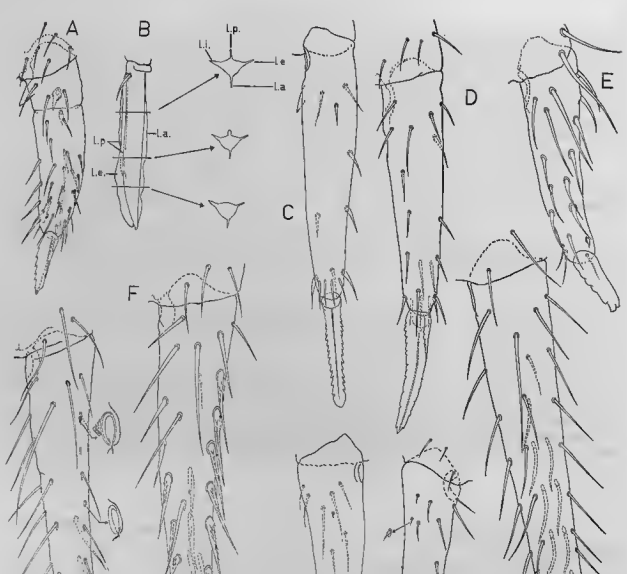

Fig. 21. — Appendices abdominaux. La furca. — A, premier stade de *Jeannenotia stachi* (d'après Betsch et Massoud 1970). — B, mucron de *Pygicornides torridus* (d'après Betsch 1969). — C, *Collophora sp.*, de Madagascar ; face antérieure. — D, *Zebulonia massoudi* (d'après Betsch 1970). — E, *Papirinus ankaratrensis* (d'après Betsch 1974). — F, *Dicyrtoma fusca*. — G, *Bourletiellitas imerinensis*, adulte (d'après Betsch 1974). — H, *Lipothrix lubbocki*. — I, *Sphyrotheca madagascariensis* (d'après Betsch 1974). — J, *Richardsitas najtas* (d'après Betsch 1975).

Source : MNHN, Paris

b) *Chétotaxie dentale.*

La chétotaxie de la dens comprend un certain nombre de caractères très intéressants sur le plan systématique.

— Les faces postérieure, interne et externe portent des soies ou épines toujours articulées sur une embase classique. Elles offrent un intérêt systématique certain au niveau spécifique et parfois générique : épines internes et externes des *Arrhopalites*, épines postérieures, internes et externes de *Spinotheca* et de *Collophora*, épines dorsales de *Papirinus*, *Jeannenotia* et *Vesicephalus*, longues soies internes des *Heterosminthurus* et *Pseudobourletiella*. Chez *Allacma fusca*, 3 longues soies postérieures acquièrent progressivement un apex globuleux au cours de la phase juvénile II.

Les épines externes et internes plus ou moins dentées des Dicyrtomidae méritent une attention particulière : leurs nombre, emplacement, degré de denticulation, épaisseur caractérisent les genres et les espèces. Pourtant, la plus grande prudence doit être observée car tous ces caractères varient au cours du développement : Denis (1933) a montré que le nombre d'épines croissait au moins au cours des stades jeunes ; l'épaisseur des épines, le nombre et la taille des denticulations croissent également. L'illustration de l'évolution du nombre et de la morphologie des épines dentales externes chez *Dicyrtoma fusca* (Fig. 22) montre que la variation de ces caractères est grande au cours du développement et que l'observation isolée de la dens chez un jeune individu peut amener à une attribution générique erronée.

Trois « courtes épines accolées » postéro-externes caractérisent les genres *Bourletiellitas* et *Parabourletiella* chez les adultes des deux sexes, mais n'existent pas chez les jeunes. Comme il n'y a pas de régression de soie, il faut admettre qu'il s'agit d'une néoformation présente chez les deux sexes (Betsch 1974 ; Fig. 21, G).

— Chétotaxie dentale antérieure.

C'est de loin, la plus intéressante. Tout d'abord, les embases de ces soies ou épines sont toujours originales : les soies sont implantées obliquement dans le tégument et leur embase est très mince, donnant souvent l'impression de ne pas exister. Souvent, ces soies sont accolées au tégument sur une portion plus ou moins longue et l'embase est alors très allongée ; le cas le plus typique concerne les soies antérieures des Dicyrtomidae qui sont accolées sur près de la moitié de leur longueur au tégument ; mais l'étude de l'évolution de ces soies antérieures chez *Dicyrtoma fusca* montre que l'accollement est à peu près nul à l'éclosion et s'amplifie au fil des mues (Fig. 22).

La chétotaxie antérieure est très souvent caractéristique de groupes, de familles ou de lignées. Lorsqu'une formule chétotaxique sera donnée, les chiffres indiquent le nombre de soies par rangée transversale de l'apex vers la base ; très généralement, il existe un groupe de soies distales et une soie basale isolée et ce n'est que dans le cas d'une formule dentale « longue » qu'il n'y a pas d'intervalle entre ces deux groupes.

— Chez les Sminthurididae, la chétotaxie antérieure est très variable, surtout dans le genre *Sminthurides*, et il n'est pas possible de dégager ses grandes lignes par genre ou par type biologique (habitat humide ou habitat sec).

Au premier stade, les genres *Sminthurides*, *Jeannenotia*, *Denisiella* (les seuls, en dehors de *Sphaeridia* où j'ai pu observer ce stade) présentent, dans le tiers basal, deux fortes épines courtes et dentées (Fig. 21, A) qui font place, dès le deuxième stade, à deux soies normales. Ceci a donné lieu à la création du genre *Spinosellina* Palissa, 1964 (nom. nov. de *Spinosella* Palissa, 1961, préoccupé). Dès 1963, Lawrence avait contesté ce genre et en faisait une forme jeune de *Sminthurides*. Betsch et Massoud (1970) confirmaient l'hypothèse de Lawrence en précisant qu'il s'agissait du seul premier stade.

— Parmi les *Arrhopalites*, le groupe *caecus* est caractérisé par au moins une forte épine antérieure distale.

— Dicyrtomidae (Fig. 21, F) : formule dentale antérieure du type 3, 2, 1, 1 (accolées au tégument) .... 1 (soie normale).

— Bourletiellidae : 3, 2, 1, 1 .... 1 (Fig. 21, G).

Source : MNHN, Paris

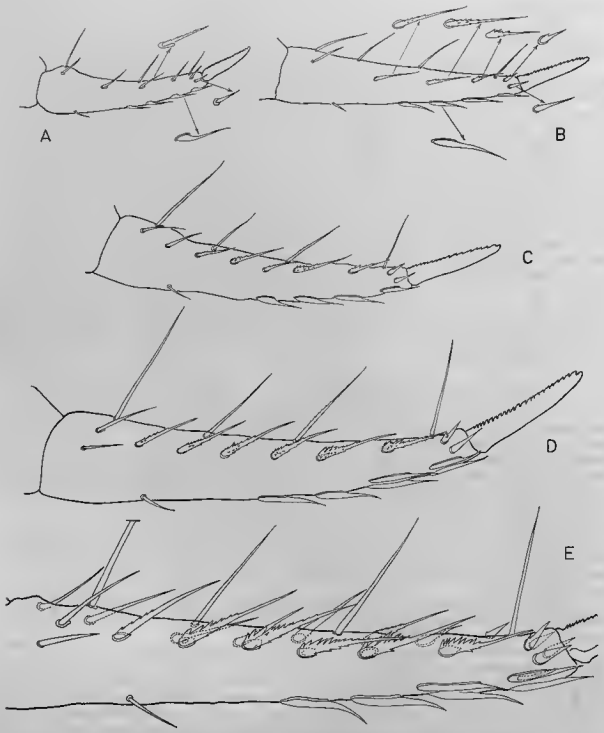

FIG. 22. — Évolution de la chétotaxie dentale chez *Dicyrtoma fusca*. A à E, premier, deuxième, troisième, quatrième stade, adulte.

Source : MNHN, Paris

— Chez les Sminthuridae, il existe deux types de formules dentales antérieures avec un nombre très réduit d'intermédiaires :

• Sphyrothecinae (lignée *Neosminthurus-Sphyrotheca*) : formule « courte » allant de 0 (*Afrosminthurus gladiator*) à 2, 2, 1 .... 1 au maximum chez les *Sphyrotheca* (Fig. 21, H et I) ;

• Sminthurinae (lignée *Temeritas — Sminthurus*) : formule généralement « longue » de type 3, 2, 2, 2, 1, 1 (Fig. 21, J).

Les intermédiaires sont représentés par *Disparrhopalites* (3, 2, 2, 1 .... 1, qui se différencie de *Gisinurus* à formule longue) et par *Pararrhopalites* (3, 2, 1 .... 1 ou 3, 2, 2, 1 .... 1 ou 3, 2, 2, 2, 2, 1, 1).

2. — *Le mucron.*

Richards (1968) décrit le mucron d'un Symphypléone ancestral comme formé de six parties : un corps central ou rachis, une lamelle interne probablement entièrement dentée ou crénelée, une lamelle externe basale, une lamelle externe apicale, une structure lamelleuse antérieure basale et une soie proximale externe.

A mon avis, les deux lamelles externes ne sont, en fait, qu'une seule lamelle présentant une échancrure en position sensiblement moyenne. Par contre, la soie mucronale n'existait certainement pas chez l'ancêtre hypothétique puisque, dans tous les genres où elle est présente, elle n'existe pas au premier stade et n'apparaît qu'au deuxième stade.

a) *Morphologie du mucron.*

Le mucron de *Vesicephalus*, *Papirinus*, des *Sminthuridae* de la lignée *Sphyrotheca* (*Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Afrosminthurus*, *Parasphyrotheca* et *Sphyrotheca*) et des Katiannidae se rapproche le plus du type ancestral ; chez certains genres, l'écusson basal antérieur et la lamelle antérieure apparaissent (Fig. 21, H chez *Lipothrix*, certains *Sphyrotheca*, Katiannidae). Chez les autres Symphypléones, la lamelle antérieure est constante.

La morphologie des lamelles latérales hypothétiques se retrouve encore partiellement chez certains Sminthurididae (*Sphaeridia*, *Denisiella*, les *Sminthurides* à lamelles latérales assez étroites, *Stenacidia hystrix*, *Jeannenotia* jeune et femelle adulte) mais chez les espèces à habitat aquatique des genres *Sminthurides* et *Deboutteville*a, l'élargissement des lamelles ne permet plus d'y déceler la structure originelle de la lamelle externe. La lamelle antérieure est présente et, chez les espèces à habitat aquatique, prend un grand développement ; elle peut montrer une constriction au tiers distal (*Jeannenotia*).

Dans les autres groupes de Symphypléones, les deux lamelles latérales sont sensiblement symétriques, soit par ondulation ou denticulation identique (*Arrhopalites*, *Collophora*, Sminthuridae de la lignée de *Sminthurus*, Dicyrtomidae), soit par la disparition totale des dents (Bourletiellidae, où les deux lamelles sont totalement lisses).

Au premier stade, le mucron présente toujours un nombre de dents plus faible que chez l'adulte. La denticulation, chez les espèces où elle existe, s'accentue progressivement au cours du développement.

Un seul genre de Symphypléones, *Pygicornides*, a acquis une quatrième lamelle mucronale, postérieure, limitée à la moitié basale du mucron (Fig. 21, B).

b) *La soie mucronale.*

Quelques groupes seulement ont vu se développer une soie mucronale ; elle fait constamment défaut dans les familles des Arrhopalitidae, Katiannidae, Dicyrtomidae, Bourletiellidae et, parmi les Sminthuridae, dans tous les genres de la lignée des Sphyrothecinae.

Comme il a déjà été indiqué, toutes les espèces qui présentent une soie mucronale en sont dépourvues au premier stade ; la soie n'apparaît qu'au deuxième stade. Cette observation ne semble souffrir aucune exception.

Source : MNHN, Paris

VII. — CONCLUSION : APPORTS DE LA MORPHOLOGIE À LA SYSTÉMATIQUE ET À L'ÉCOLOGIE

Ce très long exposé de la morphologie et du développement des caractères des Symphypléones était nécessaire à plusieurs titres.

1. — *Systématique.*

Une bonne étude systématique traditionnelle, sans laquelle la détermination des composants d'une synusie est une entreprise vaine, doit s'appuyer sur une connaissance parfaite de tous les caractères du groupe considéré, et ceci à tous les stades du développement.

Les erreurs d'attribution générique ont été nombreuses, entre autres dans un groupe considéré comme facile d'après les clés les plus généralement adoptées, la famille des Dicyrtomidae. Depuis, grâce surtout au remarquable travail de Richards, les caractères primordiaux et, de plus, sans ambiguïté, ont permis d'éliminer certains caractères classiquement utilisés, mais trop variables.

La mise au point présente et les observations personnelles devraient faciliter la détermination des genres. Quatre familles posaient d'importants problèmes : Katiannidae, Dicyrtomidae, Sminthuridae et Bourletiellidae.

— Katiannidae : les caractères exposés permettent d'éliminer définitivement le genre *Metakatianna* Denis, 1933 qui est le premier stade de plusieurs genres de la famille ; de plus, le genre *Novokatianna* Salmon, 1944 n'est pas un représentant de cette famille, pas plus d'ailleurs que de la famille des Bourletiellidae où Salmon l'avait transféré en 1964 : c'est un Sminthuridae. Enfin, l'identité des caractères des genres *Parakatianna* Womersley, 1932 et *Longkingia* Salmon, 1946 a été établie par P. Greenslade (sous presse), ce que je puis confirmer ;

— Dicyrtomidae : l'armement en trichobothries, le nombre d'épines postérieures du tibiotarse de P_3, la morphologie de l'ongle de la griffe, la chétotaxie céphalique et abdominale, la forme du grand abdominal et la morphologie du rétinacle permettent de reconnaître tous les genres de la famille ;

— Sminthuridae ; il était surtout utile de préciser les caractères de la lignée *Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Afrosminthurus*, *Parasphyrotheca*, *Sphyrotheca*. On aura remarqué que ces genres sont très souvent liés, par leurs caractères, au genre *Papirinus* qui semble être un descendant direct d'un ancêtre commun ;

— Bourletiellidae : il était nécessaire de préciser les deux caractères distinctifs fondamentaux : les soies et épines tibiotarsales et l'empodium.

2. — *Structure des populations.*

Comme je l'ai déjà souligné précédemment, la systématique des Symphypléones était, jusqu'à présent, surtout valable pour des individus adultes. Lorsqu'une population ne comprend pas d'adulte ou contient des jeunes et des adultes de deux genres voisins (par exemple *Dicyrtoma* et *Ptenothrix*), la détermination des stades jeunes peut poser de sérieux problèmes. Ces cas se présentent très fréquemment lorsqu'on est en présence de prélèvements périodiques : à certaines époques de l'année, on ne rencontre que des individus aux premier et deuxième stades par exemple, et ceci en nombre très important ; ainsi, une population de *Deuterosminthurus flavus*, en forêt, comprend près de 500 individus par prélèvement de litière en mars, en majorité au premier stade, alors qu'en avril, le même volume de litière ne contient qu'une centaine de jeunes à des stades divers et d'adultes. Pour certains groupes (*Sminthurinus*, Dicyrtomidae entre autres), beaucoup de déterminateurs de matériel négligent les stades jeunes, sauf si la station ne contient qu'une seule espèce d'un même groupe.

Parmi les stades jeunes de Symphypléones, il convient d'attirer spécialement l'attention sur quelques groupes :

— Sminthurididae : le premier stade des genres *Sminthurides*, *Jeannenotia*, *Denisiella* (et vrai-

Source : MNHN, Paris

semblablement aussi *Stenacidia*, *Pygicornides* et *Deboutteville*a) présente une chétotaxie dentale antérieure originale ; de plus, la soie mucronale n'existe pas à ce stade ;

— Arrhopalitidae : le premier stade de *Collophora* porte une trichobothrie D de forme normale ; ce n'est qu'au deuxième stade que la trichobothrie caractéristique du genre apparaît ;

— Katiannidae : tous les *Sminthurinus* au premier stade sont de type *niger* ; au deuxième stade, le genre se scinde en un groupe *niger* (petit abdominal = Abd. V + VI) et un groupe *aureus* (petit abdominal = Abd. VI). De plus, la soie néosminthuroïde n'existe pas au premier stade ;

— *Papirinus* : au premier stade, le tégument diffère de celui des stades ultérieurs et n'est pas entouré par une couche agglomérant des détritus ;

— Dicyrtomidae : la chétotaxie et l'annellation de l'Ant. III et la chétotaxie dentale se mettent en place progressivement ; le nombre et la forme des épines tibiotarsales de P_3, les caractères de l'ongle, l'armement en trichobothries, la morphologie du grand abdominal et la chètotaxie céphalique et abdominale permettent d'attribuer un statut générique à tout jeune Dicyrtomide ;

— Sminthuridae : au premier stade, la soie mucronale n'existe pas et les caractères du tégument sont fondamentalement différents de ceux des stades ultérieurs chez *Sminthurus* et *Allacma* ; certaines annexes du tégument (glandes dorsales d'*Allacma*) sont absentes. Au deuxième stade, l'armement en trichobothrie d'un *Lipothrix* est identique à celui d'un *Neosminthurus*.

Enfin, plusieurs caractères morphologiques permettent de préciser à quel stade appartient un individu. On rétorquera que la biométrie est un excellent outil pour analyser la structure d'une population ; c'est pour avoir connu plusieurs déboires avec cet outil que j'insiste particulièrement sur les caractères morphologiques. Tout d'abord, un prélèvement fournit rarement une population équilibrée ; si certains stades manquent, l'analyse est impossible. De plus, le relevé des données biométriques est très fastidieux alors que les caractères morphologiques choisis sont des données simples, valables à travers l'ensemble du groupe des Symphypléones. Enfin, la mesure linéaire globale étant trop aléatoire, on a choisi certains organes rigides, tels la griffe et surtout le mucron, comme référence ; malheureusement, même ici, la croissance n'est pas régulière et un stade peut être totalement escamoté comme dans l'analyse d'une population de *Sminthurinus signatus* que j'ai effectuée dans le cadre d'une étude de l'action d'un feu de litière (Vannier, 1978) où le deuxième et le troisième stades se confondaient sur l'histogramme de fréquence.

Les caractères permettant de préciser le stade d'un individu sont (Fig. 23) :

— la présence de la seule trichobothrie D caractérise le premier stade ;

— l'armement en trichobothries identique à celui de l'adulte indique que l'individu est en phase juvénile II ou adulte ;

— le nombre de soies porté par le lobe antérieur du rétinacle et par la face ventrale du grand abdominal permet de définir les stades à l'intérieur de la phase juvénile II :

- 0 soie sur le rétinacle, 0 soie sur la face ventrale : 2e stade ;
- 1 ou 2 soies sur le rétinacle, 1 seule paire de soies ventrales : 3e stade. Chez les Sminthurididae, Arrhopalitidae et Katiannidae, ces nombres constituent généralement une limite que ne franchissent pas même les adultes ; le 4e stade est le préadulte et se reconnaît à sa plaque génitale ;
- 4 soies sur le rétinacle, 3 paires de soies ventrales : 4e stade des Dicyrtomidae, Sminthuridae et Bourletiellidae chez lesquels ces chiffres resteront inchangés par la suite. Chez les plus grands Symphypléones, le 5e stade est le préadulte qui est facile à reconnaître.

Chez les Dicyrtomidae, ces caractères peuvent être corroborés par ceux des antennes.

Par la suite, chez les adultes, la biométrie est nécessaire pour différencier les divers stades ; mais il s'agit alors de mesures faciles sur des organes de grande taille.

L'intérêt de la définition d'une structure de population n'est plus à faire, ne serait-ce que du point de vue de la biomasse : un nombre donné d'individus d'une même espèce ne veut strictement rien dire si l'on ne connaît ni leur stade ni leur poids ; il suffit de songer à l'espèce *Allacma fusca* dont le premier stade pèse environ 0,05 mg alors que la plus grosse femelle, au 10e stade pour l'espèce, atteint 4 à 4,5 mg et que, jusqu'au premier stade adulte inclus, chaque internue double en moyenne le poids de l'internue précédent. Il est d'autant plus évident que comparer deux espèces différentes n'a de sens que si l'on donne l'échelle des masses pour les différents stades de chacune d'elle.

Source : MNHN, Paris

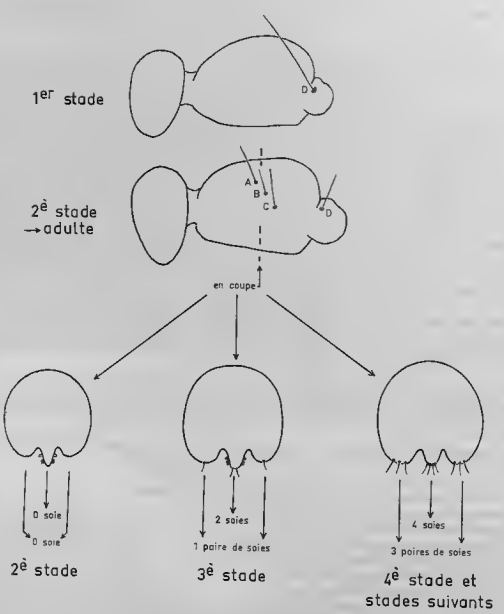

FIG. 23. — Reconnaissance des stades juvéniles chez *Sminthurus viridis* au *Allacma fusca*.

Source : MNHN, Paris

Mais c'est surtout dans l'évaluation de l'impact d'un facteur extérieur quelconque que la structure de population met en évidence des influences partielles significatives alors que l'influence globale paraît insignifiante : ainsi dans l'étude de l'influence d'un feu de litière (Vannier 1978), la population testée de *Sminthurinus signatus* atteignait en nombre d'individus 95 % de la population-témoin, ce qui n'est pas une différence significative ; par contre, l'analyse de la structure de la population faisait apparaître que, si les stades 2, 3, préadulte et adulte I n'étaient pratiquement pas touchés, le premier stade et le stade adulte femelle II ne comprenaient chacun que 50 % de l'effectif correspondant dans le témoin. Autrement dit, l'effet d'un feu courant de litière paraît globalement négligeable alors qu'il a touché à 50 % les femelles gravides et les jeunes fraîchement éclos, ce qui est loin d'être négligeable : la structure de la population est ainsi totalement déséquilibrée.

3. — *Écophysiologie.*

Les Collemboles fraîchement éclos étaient classiquement considérés comme morphologiquement identiques à l'adulte, appareil reproducteur mis à part : dans ce groupe qualifié d'amétabole, aucune mue, à l'exception de celle conduisant à la différenciation sexuelle, ne présentait plus d'importance que les autres. Chez une espèce donnée, tous les stades étaient considérés comme présentant des réactions identiques vis-à-vis du milieu.

En fait, le développement des caractères non liés au sexe des Collemboles Symphypléones montre qu'à des degrés divers, une mue présente une importance particulière : celle qui est comprise entre le premier et le deuxième stade. Il est à noter d'ailleurs que ce phénomène existe également chez certains Entomobryens : *Pseudosinella impediens* et *P. decipiens* ne présentent aucune écaille au premier stade et n'acquièrent leur revêtement écailleux qu'au second stade (Barra 1975).

Je passerai sur certains caractères comme l'armement en triebobothries pour m'attacher plus particulièrement à ceux impliqués dans la relation de l'individu avec l'atmosphère environnante.

L'augmentation de surface des filaments du tube ventral par l'apparition des tubercules au deuxième stade chez les Dicyrtomidae, Sminthuridae et Bourletiellidae modifie peut-être aussi l'équilibre hydrique et ionique du milieu intérieur ; malheureusement, aucune donnée à ce sujet n'est disponible. Les Dicyrtomidae, dont le système trachéen est rudimentaire, présentent le plus grand développement des filaments exsertiles du tube ventral. Par contre, les Sminthuridae, dont la majorité des formes sont inféodées à des biotopes aquatiques ou au moins très humides, ont des filaments exsertiles réduits ; ceci rejoint l'observation de Davies (1928), en particulier à propos de *Podura aquatica*.

C'est l'étude de la rétention hydrique chez *Allacma fusca* (Betsch et Vannier 1977) qui illustre le mieux le clivage qui intervient lors de la première mue chez les Symphypléones les plus évolués. Lors de cette mue chez cette espèce, le tégument s'épaissit considérablement et voit sa structure se modifier totalement pendant que le système trachéen, relativement peu ramifié à l'éclosion, se développe de manière qualitative (nombreuses ramifications supplémentaires) et quantitative (augmentation très nette du diamètre des troncs). L'expérimentation en atmosphère desséchée a permis de révéler une capacité de rétention hydrique faible au premier stade, nettement plus forte au deuxième stade ; en fait, c'est surtout la mesure du flux d'évaporation corporelle qui montre une différence significative entre la phase juvénile I, le premier stade, qui est incapable de réguler ses dépenses hydriques, et les phases juvénile II et adulte qui sont capables de réguler le flux d'évaporation corporelle à un taux bas et constant (Fig. 24). Il est évident que les modifications du tégument et du système trachéen ne sont pas seules en cause dans cette différence dans la capacité de rétention hydrique dont il faut chercher le mécanisme actif plutôt dans l'hémolymphe qui a peut-être aussi subi une modification de sa composition chimique. Toujours est-il que la différence d'adaptation de la phase juvénile I et des phases juvénile II et adulte permet d'expliquer pourquoi le genre *Allacma*, très performant dans une atmosphère sèche à partir du deuxième stade, n'a pas occupé un milieu ouvert comme la prairie : son premier stade est incapable de supporter une dessication de l'atmosphère pendant un demi-nycthémère et ne peut donc sortir, non seulement de la forêt, mais même de la litière de la forêt ; en effet,

Source : MNHN, Paris

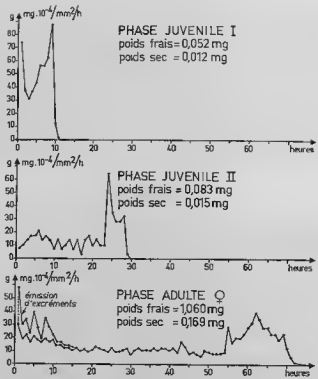

FIG. 24. — Diagrammes de transpiration caractérisant les principales phases du cycle vital d'*Allacma fusca*. Apparition d'un plateau à partir de la phase juvénile II (d'après BETSCH et VANNIER 1977).

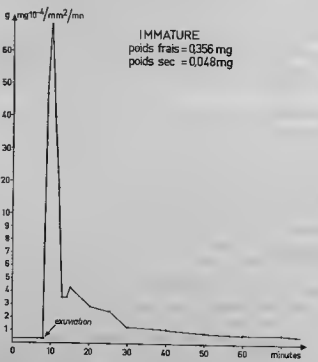

FIG. 25. — Flux d'évaporation corporelle lors d'une exuviation chez un *Allacma fusca* immature (quatrième stade). (Données non publiées de G. VANNIER).

Source : MNHN, Paris

il ne peut être récolté en dehors de la litière, sauf en période très pluvieuse, alors que tous les autres stades envahissent même la strate arbustive (Betsch et Vannier 1977).

Une expérimentation rapide sur *Sminthurus viridis* (note en préparation avec Vannier), dont les modifications du tégument et du système trachéen sont très voisines de celles d'*Allacma fusca*, indique que le premier stade supporte beaucoup plus longtemps une dessiccation totale de l'atmosphère (environ 20 à 25 heures) et assure une régulation du flux d'évaporation corporelle, mais à un niveau plus élevé que tous les autres stades. Le genre *Sminthurus* a pu conquérir les milieux ouverts car son premier stade, malgré une capacité de rétention hydrique relativement médiocre, peut supporter une dessiccation de l'atmospbère pendant plus d'un demi-nycthémère et refaire ses réserves hydriques à la faveur de la nuit ; un coup de fauchoir sur la prairie, en plein soleil, fournit tous les stades de *Sminthurus viridis*.

Il reste à poursuivre méthodiquement l'expérimentation sur différents genres avec et sans trachée, de milieux couverts et ouverts, pour déterminer par quels mécanismes la conquête des milieux aériens à fortes variations de l'humidité atmosphérique a été favorisée. En particulier, une étude des propriétés de l'hémolymphe doit être envisagée qui pourrait déterminer dans quelle mesure ses variations sont parallèles aux modifications du tégument et du système trachéen. L'apparition et l'extension du système trachéen a peut-être permis une charge en protéines qui gélifie le milieu intérieur alors que les grands Collemboles sans trachée ne peuvent assurer les échanges avec les organes internes que par une hémolymphe liquide, circulante.

Il convient tout de même de remarquer que, si certains Symphypléones supérieurs ont acquis des adaptations leur permettant de s'affranchir du milieu endogé *s.l.* (y compris la litière de feuilles mortes) et de conquérir le milieu aérien, ils présentent encore des points faibles au cours de leur cycle vital. Ainsi, *Allacma fusca* (données inédites de Vannier ; Fig. 25) est encore caractérisé par une mue humide, comme l'Entomobryen *Seira domestica* (Vannier 1973) ou comme les Isopodes terrestres (Bursell 1955), ce qui contraste avec la mue sèche de très nombreux Insectes supérieurs (Edney 1957). Il est remarquable pourtant qu'*Allacma fusca*, à système trachéen, retrouve plus rapidement son niveau normal de rétention hydrique (30 minutes) que *Seira domestica* (3 heures), à respiration exclusivement cutanée.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Deuxième Partie

LES CARACTÈRES SEXUELS ET LEUR DÉVELOPPEMENT

Au cours du cycle d'un individu, outre la mue postnatale, deux autres mues offrent un intérêt particulier : la mue conduisant au stade préadulte et la mue comprise entre le préadulte et l'adulte. Lors de ces deux mues, de nombreuses modifications affectent l'appareil génital proprement dit — le dimorphisme sexuel primaire — et certains organes qui n'ont pas de rapport direct avec le tractus génital — le dimorphisme sexuel secondaire.

Les caractères sexuels primaires internes ne seront pas traités ici, mais avant d'aborder les caractères sexuels primaires externes et secondaires, il est nécessaire de définir à partir de quel moment un individu est adulte. Apparemment, cela ne semble pas présenter de problème ; pourtant, l'étude de grandes populations de certains genres montre qu'une certaine confusion peut exister entre le préadulte et le premier stade adulte.

En effet, l'appareil génital femelle, sur du matériel éclairci (technique habituellement utilisée pour l'étude taxonomique) ne montre pas de structure bien caractéristique. Il est très difficile de savoir si le tractus génital débouche bien à l'orifice génital. Les auteurs se fient alors volontiers à deux éléments caractéristiques : la plaque génitale garnie de soies, avec sa fente génitale, et l'appendice anal chez tous les Symphypléones à l'exception des Sminthurididae. En fait, ces deux caractères sont souvent variables ; la fente génitale peut sembler effective et la lèvre antérieure de la plaque génitale peut porter des soies en nombre réduit, l'individu étant néanmoins un préadulte, chez *Sminthurus* par exemple : la fente génitale ne communique pas avec le tractus génital et il n'existe pas de réceptacles séminaux ; à l'inverse, chez *Bovicornia* et *Bourletiellitas* par exemple, le premier stade adulte femelle porte un appendice anal sétiforme ou court.

La femelle adulte de plusieurs familles de Symphypléones présente, près de son ouverture génitale, une paire de réceptacles séminaux qui sont soumis à un rejet lors de la mue, du moins chez *Allacma fusca*. Chez *Sminthurides aquaticus*, une femelle peut être fécondée au premier stade adulte, mais ne pond des œufs qu'au stade suivant, même si alors elle est isolée ; la fécondation de ces œufs, lors de leur passage près des réceptacles séminaux, s'est effectuée grâce aux spermatozoïdes emmagasinés lors du stade précédent (Falkenhahn 1932 ; obs. pers.). Cette ponte au deuxième stade adulte pourrait bien être plus générale chez les Symphypléones ; en effet, l'appendice anal de la femelle (cf. son rôle dans l'enrobage de l'œuf chez *Arrhopalites sericus* ; Massoud et Pinot 1973) n'est parfois qu'une soie à peine épaissie au premier stade adulte femelle (*Bovicornia, Bourletiellitas*).

Pour les mâles, le problème est plus simple car, sur du matériel éclairci, la poche copulatrice caractéristique de l'adulte est très visible ; chez le préadulte, elle n'est encore qu'un massif indifférencié, non repérable, bien que, dans certains genres, la plaque génitale ait une allure et une chétotaxie assez proches de celles de l'adulte (*Sminthurus* par exemple).

I. — LES CARACTÈRES SEXUELS PRIMAIRES EXTERNES

Ce sont les plaques génitales présentant une ouverture de forme différente chez les mâles et les femelles. Chez tous les Collemboles, la plaque génitale de la femelle est un tubercule allongé avec

Source : MNHN, Paris

une fente transversale tandis que celle du mâle est circulaire, proéminente et fendue longitudinalement dans la partie postérieure ; peu d'auteurs se sont vraiment intéressés à leur morphologie et l'illustration en est généralement affligeante.

A. — Plaque génitale de la femelle.

1. — *Morphologie.*

Elle est formée de deux lèvres dont, seule, l'antérieure porte des soies alors que dans d'autres groupes de Collemboles, les deux lèvres peuvent être pileuses. Au niveau de la fente génitale, les lèvres sont bordées d'un ourlet lisse ; le reste des lèvres est orné uniquement de grains primaires triangulaires disposés en hexagones (Massoud et Pinot 1973 ; chez *Arrhopalites sericus*).

La morphologie de la plaque génitale de la femelle est assez stable ; seul le nombre de soies varie d'une espèce à l'autre. De plus, au cours du cycle vital d'une même espèce, ce nombre peut également varier d'un stade à l'autre chez les femelles adultes.

2. — *Développement.*

Cette étude a été menée, pour l'ensemble des Collemboles, chez un nombre très restreint d'espèces. L'observation la plus complète concerne *Proisotoma minuta* (Isotomidae) où au deuxième stade, on voit apparaître des soies génitales externes, au troisième stade, un pli et quatre soies génitales ; ce n'est qu'au quatrième stade que les limites externes des lèvres génitales sont visibles à l'intérieur du cercle des 8 soies génitales externes et au cinquième stade que la fente génitale apparaît (Betsch-Pinot 1974).

Chez les Symphypléones, la face ventrale du segment abdominal V est très réduite et il ne semble pas qu'il y ait apparition de soies génitales externes liées au développement de la plaque génitale. Ce développement a été observé principalement chez *Sphyrotheca bellingeri* (Betsch 1965), *Bovicornia greensladei* (Betsch 1967), *Bourletiella*, *Sminthurus* et *Allacma*.

Le premier stade juvénile est strictement indifférencié : aucune protubérance ni zone plus fortement chitinisée n'est visible. Au deuxième stade, chez *Sphyrotheca bellingeri*, il existe un épaississement chitineux au milieu de la future plaque génitale : ceci correspond peut-être à une zone lisse par coalescence de quelques grains primaires comme Betsch-Pinot (1974) l'a observé au M.E.B. au troisième stade de *Proisotoma minuta*, au centre du pli génital. Aux troisième et quatrième stades, la plaque génitale est mal délimitée, mais assez proéminente ; au cinquième stade (stade préadulte), la plaque génitale est assez bien individualisée et ne porte aucune soie. Contrairement à ce que j'avais écrit en 1965, jusqu'au stade préadulte, la fente génitale n'existe pas encore ; les photos au M.E.B. de Betsch-Pinot montrent que c'est un pli bordé d'un ourlet lisse, sans granulation tégumentaire que j'avais abusivement interprété, au microscope photonique, comme une fente. Ce n'est qu'au sixième stade que la fente génitale est effective et que la femelle est adulte ; trois paires de soies ornent la lèvre antérieure de la plaque génitale. Au huitième stade (troisième stade adulte femelle), le nombre de soies passe à quatre paires.

Chez *Bovicornia greensladei*, le premier stade adulte femelle présente 12 soies sur la lèvre antérieure alors qu'aux stades adultes suivants, ce nombre est de 15 à 17.

Chez *Arrhopalites terricola* préadulte femelle, il n'existe aucune soie sur le tubercule génital ; au premier stade adulte, trois paires de soies ornent la lèvre antérieure (Betsch et Cassagnau 1966).

Chez *Bourletiella hortensis*, les soies ornant la lèvre antérieure de la plaque génitale n'apparaissent qu'au premier stade adulte, bien que les deux stades précédents présentent déjà un appendice anal, fort différent de celui de l'adulte.

Par contre, chez *Sminthurus viridis* préadulte femelle, la plaque génitale montre déjà une fente transversale mais celle-ci ne se prolonge pas sur plus de 20 µm environ ; la lèvre postérieure présente un réseau très lâche de connexions entre les grains primaires, comme le reste de la face ventrale du segment abdominal V ; la lèvre antérieure est ornée de grains primaires en réseau serré et porte 2 paires

Source : MNHN, Paris

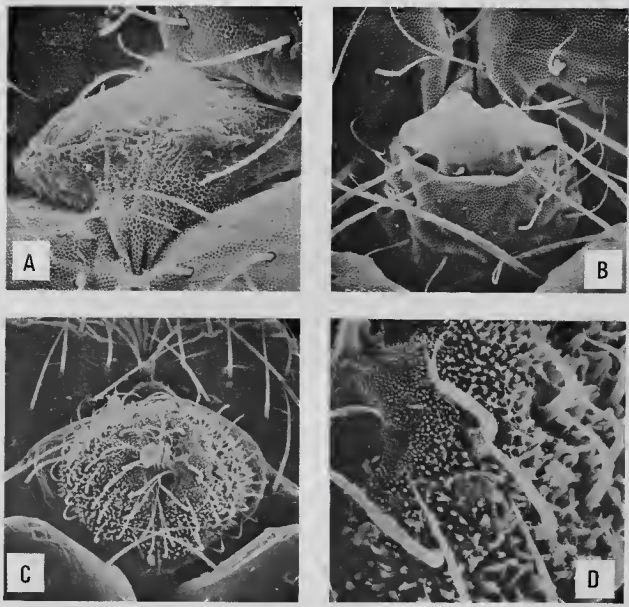

Fig. 26. — Orifices génitaux du préadulte femelle (A, × 1 200), de la femelle adulte (B, × 1 100) de *Sminthurus viridis* et du mâle (C, × 575 et **D**. détail × 2 300) de *Sminthurus pardalinus* (clichés inédits de M.-C. Betsch-Pinot).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

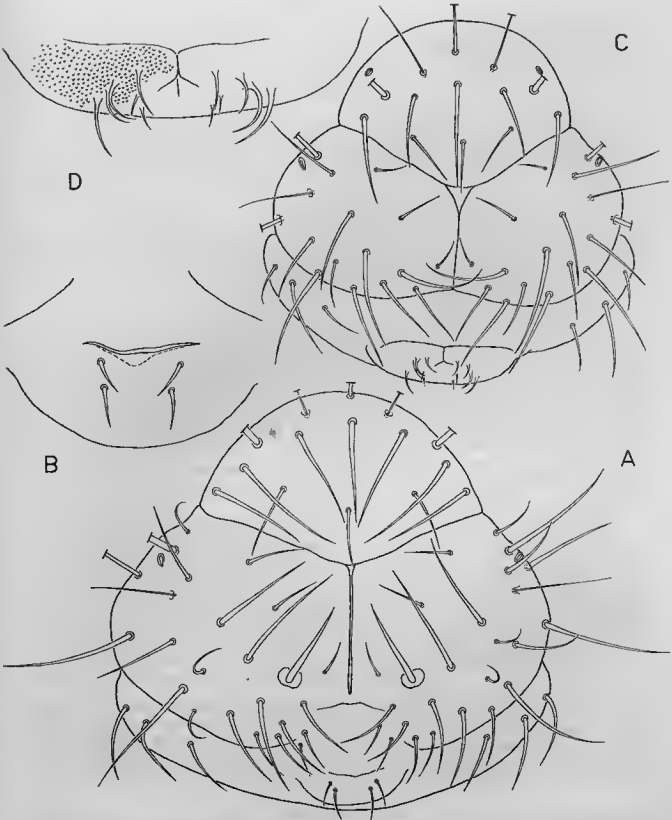

FIG. 27. — Chétotaxies périanales et plaques génitales des préadultes femelle (A et B) et mâle (C et D) de *Sminthurus viridis*.

Source : MNHN, Paris

de soies (Fig. 26, A et 27, B). Un individu de ce stade, en préparation de mue, montrait, sous la cuticule, le stade adulte caractérisé par la plaque génitale classique ornée de nombreuses soies et par un appendice anal long et épais.

B. — Plaque génitale du mâle.

Les stades adultes mâles, en nombre très réduit (1 ou 2), sont morphologiquement très caractéristiques par leur poche copulatrice facilement observable au microscope photonique sur des individus éclaircis. Chez le préadulte, la poche copulatrice est un massif cellulaire presque indifférencié et qui ne présente pas de structure lamelleuse comme chez l'adulte (Betsch 1970, chez *Zebulonia massoudi*).

1. — *Morphologie.*

Chez le mâle adulte, la plaque génitale est très proéminente ; elle présente une fente longitudinale qui n'atteint que rarement le bord antérieur de la plaque. Plusieurs soies ornent l'ensemble des deux lèvres du tubercule génital qui est toujours recouvert de grains primaires.

La taille de la plaque génitale du mâle est très variable selon les genres, mais on peut distinguer schématiquement deux types

a) *Les plaques génitales de taille réduite.*

Elles sont nettement plus petites que l'une des valves anales et sont présentes chez tous les genres de Sminthurididae, avec un nombre de soies toujours faible (3 ou 4 paires ; Fig. 28, A), chez *Arrhopalites* où la plaque génitale porte environ une dizaine de paires de soies (aucun mâle du genre *Collophora* n'a été récolté jusqu'à présent), les Katiannidae (chez *Zebulonia*, il existe 14 ou 15 paires de soies dont 6 paires plus fortes, autour de la fente génitale ; Fig. 28, C), *Papirinus* (3 paires de soies), les Dicyrtomidae et les Sphyrotheciнae (12 paires de soies), et, parmi les Bourletiellidae, les cinq genres de la sous-famille des Parabourletiellinae, *Bourletiellitas* (Fig. 28, D), *Anjavidiella*, *Vatomadiella*, *Parabourletiella* et *Paulianitas* (Betsch 1974, 1975 et 1977).

En anticipant un peu, il s'agit, à l'exception des Sminthurididae, des Symphypléones dont la transmission du sperme a lieu au hasard, sans parade sexuelle.

b) *Les plaques génitales de grande taille.*

Leur taille est voisine de celle d'une valve anale inférieure, ce qui fait penser, au premier abord, à un petit abdominal à quatre valves. Ce type de plaque génitale apparaît dans deux familles :

— Bourletiellidae, à l'exception des 5 genres cités ci-dessus (je n'ai pu le contrôler chez *Nasosminthurus*, *Pseudobourletiella* et *Corynephoria*). Parfois, la taille de la plaque génitale dépasse celle d'une valve anale inférieure. L'exemple le plus original est constitué par le genre *Bourletides* : la plaque génitale est un peu plus petite que l'ensemble des trois valves du petit abdominal, parfaitement circulaire et déprimée en son centre ; elle est bordée de 15 paires de longues soies recourbées vers le centre (Fig. 28, E). Tous ces genres de Bourletiellidae transmettent leur sperme au cours d'une parade sexuelle.

— certains Sminthuridae ; *Temeritas* et *Richardsitas* (Fig. 28, F) portant environ 15 paires de soies assez longues sur le tubercule génital ; malheureusement, le mode de reproduction de ces genres n'est pas connu.

Chez *Allacma* et surtout *Sminthurus*, la taille de la plaque est intermédiaire entre celle de *Sphyrotheca* et de *Temeritas*. Chez tous les *Sminthurus*, à l'exception du groupe *flaviceps* (*gattoi*, *lesnei*, où le tubercule génital est recouvert de grains primaires normaux), la plaque génitale, sauf en son centre, présente une ornementation « digitée » constituée d'un réseau assez lâche de grains primaires surélevés et soudés aux interconnexions (Betsch-Pinot 1976 ; Fig. 26, D). Ces deux genres sont caractérisés par une parade sexuelle primitive (Betsch-Pinot 1976 et 1977).

2. — *Développement.*

Au stade préadulte mâle, le tubercule génital est déjà très proéminent chez la majorité des genres de Symphypléones. L'ornementation épicuticulaire est toujours de type primaire. Chez *Zebu-*

Source : MNHN, Paris

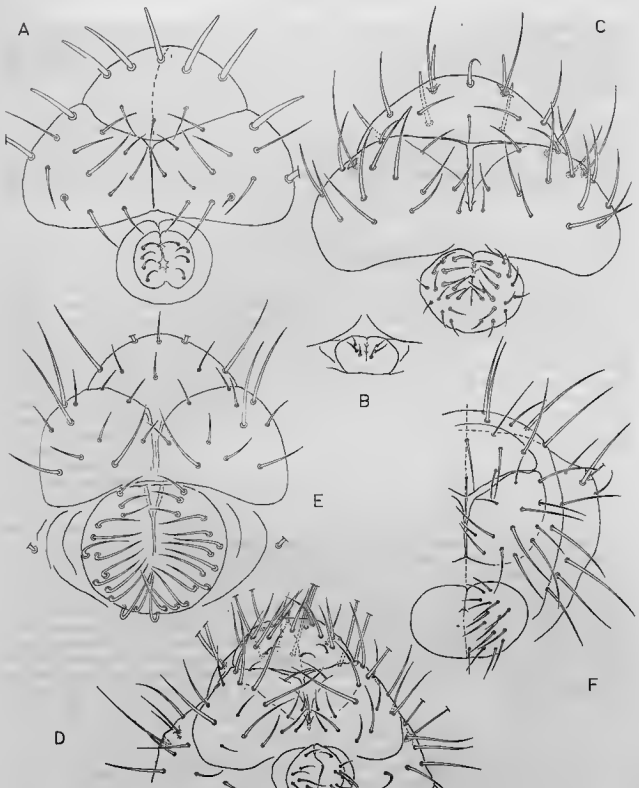

Fig. 28. — Petit abdominal du mâle. — A, *Denisiella sp.*, de Madagascar. — B et C, préadulte (plaque génitale) et adulte de *Zebulonia massoudi* (d'après Betsch 1970). — D, *Bourletiellitas imerinensis* (d'après Betsch 1974). — E, *Bourletides wallacei* (d'après Betsch et Massoud 1972). — F, *Richardsitas najtae* (d'après Betsch 1975).

Source : MNHN, Paris

lonia, le développement de la plaque génitale a pu être suivi pendant trois stades : chez le stade précédant le préadulte, cette zone est entièrement recouverte de grains secondaires : chez le préadulte, le centre de cette zone est occupé par des grains primaires repoussant le réseau secondaire ; ce phénomène s'accentue encore chez l'adulte (Fig. 37, C, F et H). Les soies de la plaque génitale du préadulte et du mâle adulte sont toujours situées sur la zone à grains primaires (Betsch 1970).

La chétotaxie de la plaque génitale du préadulte mâle est très variable selon les groupes. Très souvent, il n'existe d'ailleurs aucune soie : Sminthurididae, *Arrhopalites*, *Bourletiella*, *Deuterosminthurus*, *Bovicornia*, *Sphyrotheca*, *Allacma*, *Richardsitas*, *Temeritas*.

Par contre, la plaque génitale du préadulte mâle porte 3 + 3 soies chez *Zebulonia*, 2 + 2 chez *Rastriopes*. Chez *Sminthurus viridis*, le tubercule génital du mâle préadulte présente déjà des grains primaires assez élevés (moins élevés que chez l'adulte et sur une zone plus réduite) et 6 paires de soies (Fig. 27, D).

II. — LES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

Le dimorphisme sexuel secondaire concerne des organes très divers et dont l'évolution semble liée à la maturation de l'appareil génital et de ses conséquences sur le plan hormonal. Pourtant Cassagnau (1964) a mis en évidence une « neutralisation phénotypique » principalement chez un pourcentage variable de mâles de deuxième génération de *Bourletiella radula*, dans certaines conditions sévères de température ou de sécheresse, accompagnée d'un épanouissement de la sexualité : les gonades et le tractus génital sont beaucoup plus développés que chez les mâles normaux ; Cassagnau conclut à la dissociation entre caractères sexuels secondaires de type chétotaxique et gonade comme chez les autres trachéates. Ellis (1975) a même créé le sous-genre *Cassagnaudiella* pour *Bourletiella pruinosa* qui est « phénotypiquement neutralisé » en permanence chez le mâle et pour *B. radula* et *B. pistillum* où la neutralisation phénotypique est facultative.

Les Symphypléones présentent une grande fréquence et une grande variété de caractères sexuels secondaires alors que chez les autres Collemboles, il n'existe que quelques cas isolés, *Guthriella muskegis*, *Rhodanella minos* et quelques espèces d'*Archisotoma* (Isotomidae), *Setanodosa peruensis* et *Brachystomella cyanea* (Poduromorphes ; Massoud et Najt 1974 et 1975).

Pour la grande majorité des Symphypléones, la manifestation usuelle du dimorphisme sexuel secondaire se situe sur le segment abdominal VI et concerne principalement la couronne de soies circumanales chez la femelle et, en particulier, la paire inférieure, presque toujours fortement transformée : les appendices anaux. C'est pourquoi la chétotaxie périanale sera traitée pour l'ensemble des Symphypléones.

Deux critères sont également généraux : la différence de taille entre les deux sexes et l'allongement relatif de l'antenne des mâles (sauf chez les Sminthurididae où il y a déformation de cette antenne). Les autres manifestations du dimorphisme sexuel secondaire concernent des organes variés et caractérisent des espèces ou des genres entiers ou même des familles entières : elles seront traitées taxon par taxon. Dans toute la mesure du possible, le développement du caractère sexuel secondaire sera indiqué : en effet, pour certains, le développement est subit, pour d'autres, il s'étale sur deux ou trois mues, parfois plus.

A. — Taille des deux sexes.

C'est un lieu commun de dire que les mâles de Symphypléones sont plus petits que les femelles. Cette différence de taille tient à deux phénomènes :

— le stade préadulte et le premier stade adulte mâles sont plus petits que les stades correspondants chez la femelle : les deux préadultes d'*Arrhopalites terricola* (Betsch et Cassagnau 1966), figurés à la même échelle, en sont une illustration ;

— le nombre de stades mâles adultes est très nettement inférieur au nombre de stades femelles

Source : MNHN, Paris

adultes : 2 pour les mâles et 5 pour les femelles de *Bovicornia greenstadei*, 2 pour les mâles et au moins 3 pour les femelles de *Sphyrotheca bellingeri* par exemple ; un seul stade adulte mâle seulement a pu être mis en évidence chez *Allacma fusca* et *Sminthurus viridis* alors qu'il existe 5 stades adultes femelle.

B. — Chétotaxie périanale du segment abdominal VI.

Pratiquement, seule la chétotaxie périanale de la femelle est intéressée par un dimorphisme sexuel secondaire. Chez le mâle, elle ne figurera ici que comme élément de comparaison, dans un nombre très restreint de cas. Il est évident que l'on ne trouvera ici que quelques exemples et non pas un inventaire général.

1. — *Appendice anal de la femelle.*

Le rôle possible ou probable de l'appendice anal de la femelle a été étudié par Massoud et Pinot (1973) sur *Arrhopalites sericus* et *A. caecus*. Après l'expulsion de l'œuf, la femelle émet une gouttelette de fluide anal dans laquelle l'œuf est transféré. Ce transfert de l'orifice génital à l'orifice anal pourrait se faire, selon les auteurs, soit à l'aide des appendices anaux, soit par les forces de tension superficielle de la gouttelette qui attirent l'œuf. Ce phénomène a également été observé sur des Dicyrtomidae (Massoud et Pinot 1973) et *Sminthurus viridis* (Betsch-Pinot 1976). La taille des Symphypléones crée des conditions difficiles d'observation qui ne permettent pas de se prononcer définitivement sur le rôle des appendices anaux.

La famille des Sminthurididae est la seule à ne pas présenter d'appendice anal. Il existe bien, comme l'avait déjà signalé Denis (1931), une ou deux paires de très courtes soies ou protubérances mousses à la base des valves anales inférieures des femelles de plusieurs genres (*Sminthurides*, *Jeannenotia*, *Denisiella* ; Fig. 29, B) mais ces organes ne font pas partie du cercle de soies circumanales et ne sont donc pas homologues de l'appendice anal des femelles des autres familles ; de plus, leur taille leur interdit un rôle possible dans le transfert de l'œuf ; enfin, ces organes sont également présents chez les mâles.

Dans toutes les autres familles, l'appendice anal est bien développé chez la femelle ; sa morphologie est très variable, mais son implantation ne s'effectue que de deux façons :

a) *Appendice anal normalement dirigé vers l'orifice génital.*

C'est le cas de *Spinotheca*, des Arrhopalitidae, Katiannidae, *Vesicephalus*, *Millsurus*, *Rusekianna* et *Papirinus* : l'appendice anal est inséré à la face inférieure d'un tubercule. A l'exception de *Spinotheca* où il est simple et long, l'appendice anal est relativement court et généralement de forme complexe (bifurqué ou à plusieurs branches). Seuls quelques *Arrhopalites* (*caecus* par exemple), *Collophora* et *Stenognathellus* possèdent des appendices anaux de forme simple.

Dans ces familles, le développement de l'appendice anal n'a pratiquement pas été étudié. Stach (1956, planche XIII, 6) a figuré des appendices anaux simples, fins et arqués chez une jeune femelle (« young specimen ») de *Arrhopalites principalis*, sans qu'il soit possible de savoir s'il s'agit du stade préadulte ou du premier stade adulte.

b) *Appendice anal normalement dirigé vers l'orifice anal.*

Ce type d'appendice caractérise les Dicyrtomidae, Sminthuridae et Bourletiellidae : il est implanté à la face supérieure du tubercule d'articulation. Sa forme est très généralement simple, bien que les crêtes latérales et l'apex soient très souvent dentés ; seules les espèces du genre *Stenognathriopes* présentent un appendice de forme complexe.

Le développement de l'appendice anal sera illustré par trois séries d'exemples :

— L'appendice anal est strictement indifférencié au stade préadulte et atteint dès le premier stade adulte sa forme définitive chez *Arrhopalites terricola* ; ceci a été établi en particulier par l'observation d'un individu préadulte en préparation de mue (Betsch et Cassagnau 1966).

— L'appendice anal est différencié dès le stade préadulte et acquiert sa forme définitive dès

Source : MNHN, Paris

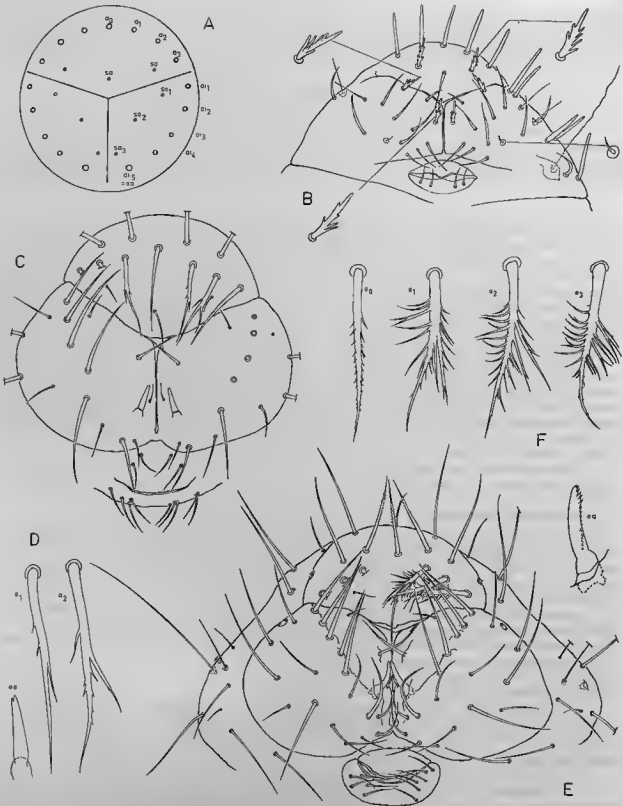

FIG. 29. — Chétotaxie périanale de la femelle. — A, nomenclature des soies circumanales (d'après YOSII et LEE 1963 et MASSOUD et PINOT 1973 modifiés). — B, *Denisiella sp.*, adulte, de Madagascar. — C et D, *Bourletiellitas imerinensis* au premier stade adulte. — E et F, *Bourletiellitas imerinensis* aux stades adultes ultérieurs (d'après BETSCH 1974).

Source : MNHN, Paris

le premier stade adulte. Ce type de développement caractérise les Katiannidae, les Dicyrtomidae, les Sminthuridae et certains Bourletiellidae.

Chez les Katiannidae, il existe une modalité particulière due à l'implantation de l'appendice anal ; ainsi, chez *Zebulonia massoudi* (Betsch 1970) et *Sminthurinus aureus*, l'appendice anal apparaît dès le stade préadulte sous la forme d'une soie épaissie à embase typique dirigée vers l'orifice anal. Au premier stade adulte, son implantation devient caractéristique de la famille et sa forme plus complexe. Aux stades ultérieurs, l'appendice grandit et son ornementation s'accentue encore quelque peu.

Chez *Sminthurus viridis* ou *Dicyrtomina minuta*, au stade préadulte, l'appendice anal est spiniforme, mais déjà implanté sur un tubercule peu élevé. Dès le premier stade adulte, il acquiert sa forme définitive, et est implanté sur un tubercule bien développé. Aux stades adultes ultérieurs, n'interviennent plus qu'une série de petites allométries majorantes.

Une mention particulière concerne la lignée *Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Afrosminthurus*, *Sphyrotheca* où les mâles portent également des rudiments d'appendices anaux (2 à 5 µm). Chez *Sphyrotheca bellingeri* (Betsch 1965), ces rudiments d'appendices anaux existent dès le deuxième stade juvénile. Au stade précédant le préadulte femelle, la longueur de l'appendice anal, spiniforme, à embase normale, est de 9 µm environ ; au stade préadulte, l'appendice, toujours spiniforme, mesure 30 µm. A partir du premier stade adulte, l'implantation sur le tubercule d'articulation et la forme générale de l'appendice sont caractéristiques du genre.

Enfin, chez *Bourletiella hortensis*, l'appendice anal est déjà différencié au stade précédant le préadulte (Fig. 32, A, B et C) sous la forme d'une soie spiniforme (25 µm), implantée obliquement. Au stade préadulte (Fig. 32, D, E et F), il est implanté sur un tubercule assez réduit et a la forme d'une assez courte épine (15 à 17 µm), d'épaisseur à peu près constante et à extrémité dentée. L'observation d'un préadulte en préparation de mue permet d'affirmer que le premier stade adulte présente tout de suite la forme définitive d'appendice ; toutes les femelles adultes observées au mois de mai (Fig. 32, G et H) portent un appendice anal court (35 — 40 µm), large et lamelleux.

Chez *Bourletiella pruinosa*, Ellis (1975) a observé qu'au premier stade adulte femelle, l'appendice anal était toujours sétiforme alors que chez *B. radula*, dans les Pyrénées, Cassagnau (1964) n'a pu mettre en évidence ce retard temporaire de différenciation sexuelle secondaire de la femelle que dans la deuxième génération (mois d'août) dans les stations de haute altitude.

— de nombreux Bourletiellidae présentent un type de développement de l'appendice anal en trois phases : cet appendice est différencié au moins dès le stade préadulte et n'acquiert sa forme définitive qu'au deuxième stade adulte.

Ainsi, chez *Bovicornia greensladei* (Betsch 1967), au stade préadulte, l'appendice anal est déjà nettement différencié des autres soies ; c'est une soie spiniforme de 13 à 15 µm de long, implantée très obliquement dans le tégument. Au premier stade adulte, c'est encore une soie spiniforme de 18 µm de long environ. Ce n'est qu'à partir du deuxième stade adulte qu'est acquise la forme définitive de l'appendice anal qui ne subit plus alors qu'une série d'allométries qui paraissent d'ailleurs n'être que le reflet de la croissance de l'animal (Fig. 30).

La même évolution a été observée chez *Bourletiellitas imerinensis* où, au premier stade adulte (Fig. 29, C et D), l'appendice anal est court (27 µm) et assez épais, faiblement denté alors qu'il atteint immédiatement, au deuxième stade adulte (Fig. 29, E et F), une taille de 60 à 70 µm et sa forme définitive avec de nombreuses dentículations, et chez *Kaszabellina variabilis* (Betsch 1977 ; Fig. 31) où l'appendice anal est une soie légèrement spiniforme chez le préadulte, une épine assez effilée au premier stade adulte et devient large et arqué au deuxième stade adulte seulement.

En conclusion, il est nécessaire d'attirer l'attention sur deux points :

— le développement de l'appendice anal est souvent étalé sur plusieurs stades ; à l'exception d'*Arrhopalites*, au minimum deux mues font apparaître des modifications de cet organe : celles menant au stade préadulte et au premier stade adulte. Souvent, dès le stade précédant le préadulte, la soie circumanale qui va se transformer en appendice anal est déjà différenciée. Dans certains genres, l'appendice anal du premier stade adulte est très différent de celui des stades adultes ultérieurs. De ce fait, pour le systématicien, le critère de forme de l'appendice anal qui est considéré comme un caractère essentiel chez les Symphypléones, doit être utilisé avec circonspection. Certaines espèces sont carac-

Source : MNHN, Paris

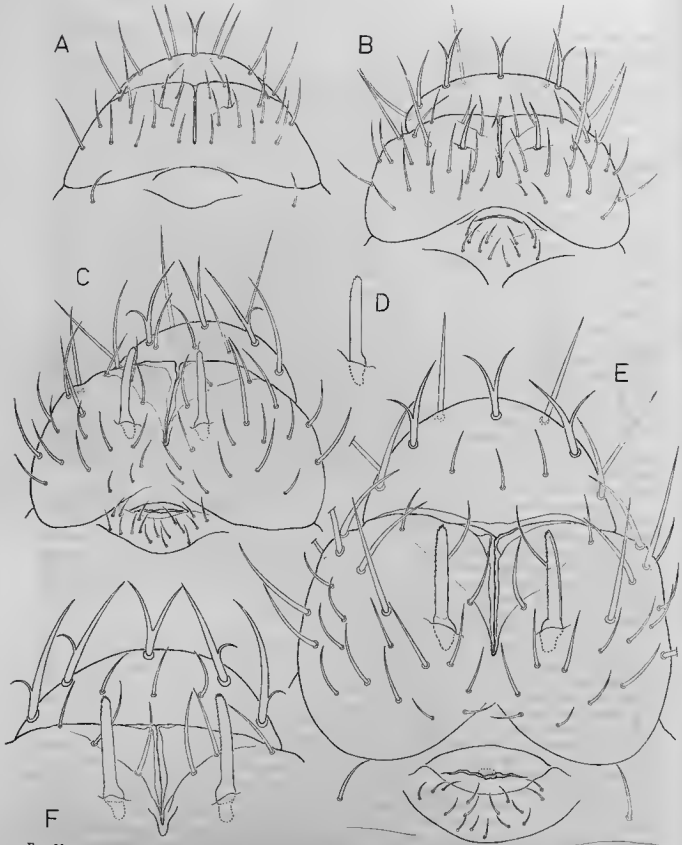

FIG. 30. — Développement des caractères sexuels sur le petit abdominal de la femelle de *Bovicornia greenslade*i. — A, préadulte. B à F, respectivement du premier au cinquième stade adulte (d'après BETSCH 1967).

Source : MNHN, Paris

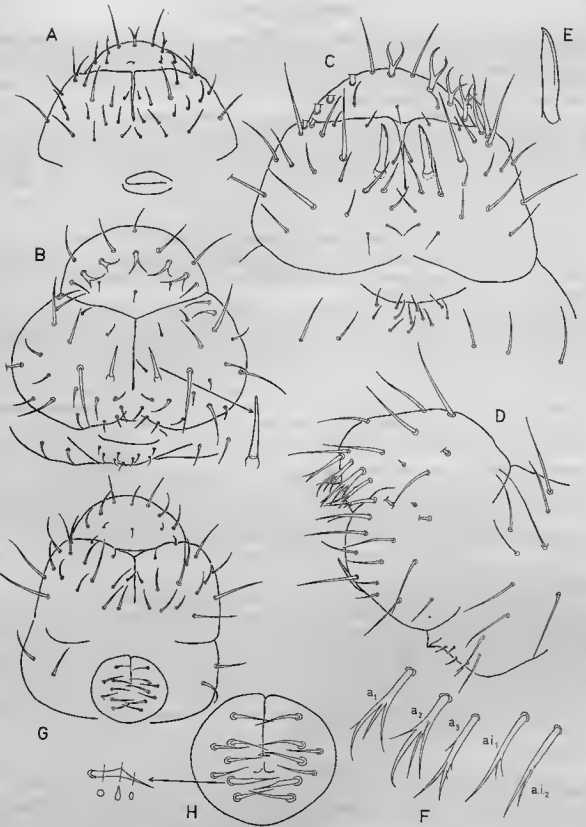

Fig. 31. — Développement des caractères sexuels sur le petit abdominal de la femelle de *Kaszabeltina variabilis*. — A, préadulte. — B, premier stade adulte. — C, D, E et F, stade adulte ultérieur. — G et H, petit abdominal du mâle adulte de la même espèce (d'après Beyer 1977).

Source : MNHN, Paris

térisées, dans la littérature par un « appendice anal sétiforme » pour lequel il peut exister quatre possibilités d'interprétation : il s'agit soit d'une femelle préadulte, soit, pour certains genres, d'un premier stade adulte (l'appendice étant différent aux stades ultérieurs), soit d'une espèce dont l'appendice anal est normalement sétiforme, ce qui est extrêmement rare, ou encore d'une espèce à caractères sexuels secondaires temporairement neutralisés.

Remarque sur l'appendice anal du mâle de quelques Sminthuridae.

La lignée *Neosminthurus, Lipothrix, Afrosminthurus, Sphyrotheca* (Delamare et Massoud 1964, Betsch 1965) présente également un appendice anal réduit (2 à 5 µm) chez les mâles et qui est homologue de l'appendice anal de la femelle : c'est la même soie qui est transformée. En fait, dans ces genres, cet appendice apparaît déjà au deuxième stade et atteint très rapidement, même avant la maturité sexuelle, sa taille définitive. Les causes de son développement sont inconnues.

2. — *Les autres soies circumanales de la femelle.*

Elles sont généralement modifiées, soit par épaississement et allongement, soit par bifurcation dans toutes les familles à l'exception des Sminthurididae. Le nombre des soies circumanales n'est pas identique selon les groupes considérés.

Il est nécessaire tout d'abord de clarifier la nomenclature utilisée pour les soies du cercle périanal et celles comprises à l'intérieur de celui-ci. Yosii et Lee (1963) ont proposé pour *Ptenothrix* (puis pour *Dicyrtomina* et *Dicyrtoma*, Yosii et Ashraf 1965) un système de nomenclature de toutes les soies du segment abdominal VI ; le seul inconvénient de leur proposition réside dans la double signification des soies a_1, a_2, a_3, a_4 ; elles appartiennent soit à la valve supérieure, soit aux valves inférieures. En 1973, pour *Arrhopalites sericus*, Massoun et Pinot notaient les soies circumanales de la valve supérieure M pour la médiane, sa_1 à sa_5 pour les soies latérales, celles des valves inférieures étant notées ai_1 et ai_2 ; malheureusement M désigne une soie médiane du sommet d'Abd. VI, et la série s. a. est comprise à l'intérieur du cercle de soies périanales dans la nomenclature de Yosii et Lee. Pour conserver la priorité au système de Yosii et Lee tout en éliminant la double signification de la série *a*, je propose de conserver la nomenclature donnée pour les Dicyrtomidae, assortie de la modification suivante : les soies circumanales des valves inférieures seront notées, selon la proposition de Massoud et Pinot, ai_1 à ai_6. Le schéma joint (Fig. 29, A) résulte de cette combinaison et sera utilisé dans la suite de ce travail. Sur les valves anales supérieure et inférieures, il existe très souvent des soies fines analogues à des trichobothries (s et s' de Yosii et Lee) qui ne font pas partie du cercle de soies circumanales.

a) *Arrhopalitidae.*

Plusieurs soies circumanales, différentes selon les espèces d'*Arrhopalites*, sont élargies, souvent munies d'ailettes et (ou) de denticulations subbasales. Chez *A. terricola* (Betsch et Cassagnau 1966), ce caractère sexuel secondaire, d'après un préadulte en préparation de mue, apparaît brutalement dès le premier stade adulte femelle. Chez *A. habei*, Yosii (1956 et 1966) signale une soie a_0 bifide.

Chez *Collophora* (dont le mâle est toujours inconnu, mais dont la femelle présente des réceptacles séminaux), presque toutes les soies circumanales sont élargies et souvent munies d'ailettes ; on peut être assuré qu'elles sont affectées par un dimorphisme sexuel secondaire. Par contre, les soies de la série sa et sa' présentent souvent des expansions et il n'est pas possible de dire s'il s'agit d'un caractère spécifique ou d'un dimorphisme sexuel secondaire.

b) *Katiannidae.*

— Lignée des *Katianna* : les soies circumanales de la femelle sont épaissies, mais sans ailette ; de plus, a_0 est toujours simple.

— Lignée des *Sminthurinus* (*Sminthurinus, Zebulonia, Stenognathellus* du groupe *denisi*) : a_0 est bifide ; a_1, a_2, a_3, ai_2, ai_3 et ai_4 sont susceptibles de s'épaissir et d'acquérir des ailettes et des dents subbasales. Le nombre et l'ordre des soies modifiées varient selon les espèces.

Au stade préadulte, a_0 est déjà bifide et certaines autres soies circumanales sont un peu épaissies

Source : MNHN, Paris

(*Zebulonia* et *Sminthurinus*). Au stade précédant le préadulte, a_0 est simple et les soies circumanales qui vont se différencier ne se reconnaissent qu'à leur embase large.

— *Gisinianus flammeolus* et les *Stenognathellus* du groupe *polygonalis* : la soie a_0 est simple.

c) *Papirinus*.

Chez *P. ankaratrensis*, la soie a_0 est bifide dans les deux sexes ; chez la femelle uniquement, a_2 et a_3 sont bifides et dentées ; a_4 est assez courte et munie d'ailettes tandis que les soies de la série ai sont simples, sans ailette. Les femelles de *Papirinus ieti* et *P. leleupi* sont très proches de *P. ankaratrensis* ; par contre, *P. prodigiosus* ne présente que a_0 bifide.

d) *Dicyrtomidae*.

Les soies circumanales sont toutes simples, lisses ou finement dentées, très souvent plus épaisses que les soies environnantes. Chez *Ptenothrix*, a_0 est souvent très épaisse et mousse alors que chez *Papirioides*, elle l'est toujours, mais, d'après *Papirioides sp.* de Madagascar (Mad. 711 et 720), ce caractère est commun aux deux sexes.

e) *Sminthuridae*.

La différenciation des soies circumanales de la femelle est relativement peu importante dans cette famille. On constate principalement un allongement et un épaississement de la série a dont chaque soie est implantée à la face inférieure d'un tubercule et, de ce fait, plaquée contre la valve supra-anale. Chez un *Afrosminthurus* inédit de Madagascar (RCP Mad. 4108), les soies circumanales sont très fortement épaissies et tordues.

f) *Bourletiellidae*.

Dans cette famille, certains genres présentent 5 soies circumanales sur la valve anale supérieure (*Bovicornia*, *Massoudia*), les autres 7 ; tous les genres à 7 soies circumanales supérieures n'en présentent que 5 au stade préadulte.

— Ainsi, chez *Bourletiella hortensis* (Fig. 32), il n'existe que 5 soies circumanales supérieures au stade préadulte ; dès le premier stade adulte, a_0, a_1, a_2, a_3, ai_1 et ai_2 sont fortes, simples et plus ou moins dentées. Cet épaississement uniforme des soies circumanales dans le groupe *hortensis* contraste avec l'épaississement privilégié de ai_1, ai_2 et ai_3 dans le groupe *rudula* (*Cassagnaudiella*).

— La série *Massoudia*, *Bovicornia* et *Kaszabellina* est intéressante par la gradation de l'acquisition des caractères sexuels secondaires sur les soies circumanales supérieures.

Massoudia griveaudi présente une seule soie bifide, a_0, chez la femelle adulte.

Chez *Bovicornia greensladei* (Betsch 1967 ; Fig. 30), au stade préadulte, a_0 est la seule soie différenciée et est bifide. Aux stades adultes 1 à 3, a_0 et a_1 sont bifides, a_2, ai_1, ai_2 et ai_3 sont plus ou moins épaissies ; aux stades adultes 4 et 5, respectivement 15 % et 70 % des individus présentaient 5 soies bifurquées (a_0, a_1, a_2). De ce fait, la clé de détermination des espèces du genre donnée par Massoud et Delamare (1967) est à reprendre sur d'autres bases puisque 10 % seulement des femelles de l'espèce sont attribuables à *B. greensladei* d'après le caractère indiqué (5 soies circumanales bifides au lieu de 3 pour toutes les autres espèces ; à moins que ces dernières en présentent également 5 aux deux derniers stades).

Chez *Kaszabellina variabilis* (Betsch 1977 ; Fig. 31), au stade préadulte femelle, a_0 seul est bifide ; au premier stade adulte, a_0, a_1 et a_2 sont bifides, a_3 simple ; au deuxième stade adulte, les 7 soies circumanales de la valve supérieure de même que ai_1 et ai_2 sont bifides ou de forme complexe. Mais une espèce du genre, *K. minima*, ne porte qu'une seule soie bifide, a_0.

Dans cette série phylétique, *Massoudia* et *Kaszabellina minima* adultes et les préadultes des trois genres portent a_0 seule bifide tandis que le premier stade adulte femelle de *Kaszabellina variabilis* est, pour le nombre des soies circumanales supérieures (5), identique à une partie des femelles âgées des stades 4 et 5 de *Bovicornia greensladei*.

— Les femelles adultes aux stades 2 à 5 des genres *Bourletiellitas*, *Parabourletiella* et *Paulianitas* présentent des soies circumanales supérieures de forme complexe (bifides ou fortement bran-

Source : MNHN, Paris

FIG. 32. — Développement des caractères sexuels sur le petit abdominal de la femelle de *Bourletiella hortensis*. — A, B et C, stade précédant le préadulte. — D, E et F, stade préadulte. — G et H, femelle adulte.

Source : MNHN, Paris

chues), à l'exception de a_0, simple chez *Bourletiellitas* (Fig. 29, E et F) et *Paulianitas*. Au premier stade adulte, a_1 et a_2 sont peu différenciées, a_3 simple (Fig. 29, C et D, chez *Bourletiellitas imerinensis*).

En conclusion, comme pour l'appendice anal, les caractères des soies circumanales chez la femelle sont sujets à certaines variations au cours du développement et sont à utiliser avec prudence, après une étude d'une population nombreuse.

Remarque sur l'ornementation épicuticulaire du segment abdominal VI.

Chez les Arrhopalitidae, la granulation secondaire persiste à l'intérieur du cercle de soies circumanales (sauf deux et parfois quatre petites zones à grains primaires ou lisses au niveau des soies a et ai (*Arrhopalites terricola*, Betsch et Cassagnau 1966 ; *A. sericus*, Massoud et Pinot 1973). Chez l'immense majorité des autres genres à dimorphisme sexuel secondaire au niveau de la chétotaxie périanale, les grains primaires carrés occupent seuls la zone comprise entre les soies circumanales et parfois débordent même un peu cette zone, alors que tout autour, le tégument est orné de grains secondaires (*Zebulonia*) ou de grains primaires à base hexagonale (*Sminthurus*, *Allacma*).

C. — Longueur de l'antenne et rapports antennaires.

La famille des Sminthurididae où apparaît une modification de structure de l'antenne du mâle sera étudiée plus loin. Dans toutes les autres familles, l'*allométrie majorante générale* qui affecte l'antenne du mâle est une observation courante, mais pas générale, dont voici quelques exemples.

	Antenne/Diagonale céphalique			
	♀	stade av. Pr. ♂	Préad. ♂	♂
Arrhopalites terricola	1,42-1,56	—	1,63	1,71-1,81
Zebulonia massoudi	1,94	2,15	2,38	3,00
Richardsitas najtae	2,75	—	—	3,60
Bourletides wallacei	1,60	—	—	2,10
Bourletiellitas imerinensis	2,50	—	—	3,30

Par ces exemples, on voit immédiatement que :

— l'allométrie majorante chez les mâles apparaît très tôt dans le cycle vital d'une espèce, dès le stade précédant le préadulte ;

— le rapport antenne : diagonale céphalique n'a de sens que s'il est mentionné pour chacun des deux sexes, ce qui est rare dans une description d'espèces.

On peut même affiner ces données par l'étude de stades définis en élevage ou de grandes populations ; ainsi, pour *Bovicornia greensladei* (Betsch 1967) :

Bovicornia greensladei	♀ Préad.	Ad. I	Ad. II	Ad. III	Ad. IV	Ad. V	♂ Préad.	Ad. I	Ad. II
Antenne / Diag. céph.	1,65	1,70	1,90	2,08	2,08	2,13	2,37	3,45	3,67

Les *rapports antennaires* varient également selon les sexes. On trouvera ici deux exemples pour des espèces qui ne représentent pas de modification morphologique sur certains articles antennaires.

Source : MNHN, Paris

	Ant. I :	Ant. II :	Ant. III :	Ant. IV				
	♀				♂			
Bourletiellitas imerinensis	1	2,9	4	11	1	3,4	4,7	14,5
Richardsitas najtae	1	1,9	3,1	10,8	1	2,1	3,4	12,2

Voici ces mêmes rapports chez *Bovicornia greensladei* où certains articles antennaires sont sujets à une allométrie majorante et portent des appendices spécialisés (Fig. 33).

Bovicornia greensladei	Ant. I :	Ant. II :	Ant. III :	Ant. IV				
	♀				♂			
Préadulte	1	1,7	2,45	5	1	1,5	2,9	5,1
Adulte I	1	1,85	2,60	5,1	1	1,6	4	7,2
Adulte II	1	1,75	2,75	5	1	1,65	4,3	7,45
Adulte III	1	2	3,1	5,5	—	—	—	—
Adulte IV	1	1,9	3,2	5,8	—	—	—	—
Adulte V	1	1,9	3,2	5,6	—	—	—	—

D. — Caractères sexuels secondaires au niveau générique ou spécifique.

Les autres caractères sexuels secondaires peuvent apparaître sur de nombreux organes. Il est presque impossible de les étudier à travers l'ensemble du groupe des Symphypléones, tellement leur apparition reste limitée à un genre, voire une espèce. La description précise de leur manifestation et de leur développement est peut-être fastidieuse, mais elle évitera des déterminations erronées, ou pire, des descriptions de taxons nouveaux correspondant en fait à un stade donné du cycle vital.

1. — *Sminthurididae.*

Cette famille a déjà fait l'objet d'une étude synthétique en ce qui concerne son originalité la plus grande, les caractères sexuels secondaires de l'antenne (Massoud et Betsch 1972) ; seules les grandes lignes de ce dimorphisme et de son développement seront traitées ici.

a) *L'antenne des Sminthurididae.*

Le dimorphisme sexuel de l'antenne est connu depuis très longtemps. L'antenne du mâle est plus ou moins fortement déformée en un organe d'accrochage (« clasping organ »), selon un schéma fonctionnel.

Dans ses grandes lignes, cette déformation concerne principalement les deuxième et troisième articles antennaires. L'Ant. II s'allonge beaucoup et présente au moins une bosse, en position médiane, en face supérieure, qui porte une forte épine, b_1 ; d'autres appendices peuvent apparaître entre cette bosse et l'extrémité de l'article. L'Ant. III subit une forte allométrie minorante et est généralement plus courte que l'Ant. I ; il porte au moins une forte épine subdistale, en face supérieure, e_3. Enfin, Ant. I devient très développé et puissant dans les antennes les plus déformées.

Massoud et Betsch (1972) ont établi trois niveaux évolutifs dans cette déformation :

— Antenne du mâle relativement peu modifiée : *Sphaeridia* et *Sminthuridia* ; Ant. I est de

Source : MNHN, Paris

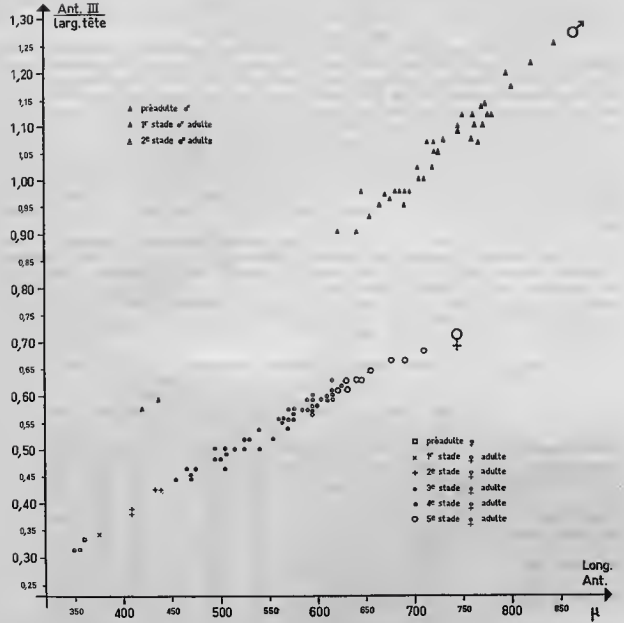

Fig. 33. — Étude biométrique de l'antenne dans une population de *Bovicornia greensladei*, permettant de distinguer les préadultes et adultes de stades divers de chaque sexe. Parmi les adultes, la distinction des différents stades a été obtenue sur des histogrammes de fréquence concernant l'appendice anal pour les femelles et un caractère sexuel secondaire sur la tête pour les mâles (d'après Betsch 1967).

Source : MNHN, Paris

même taille dans les deux sexes pratiquement, b_1 et c_1 sont les seuls appendices portés par Ant. II et Ant. III.

— Antenne du mâle moyennement modifiée : *Yosiides* ; Ant. I est pratiquement de même taille chez les deux sexes, mais rapporté à la diagonale céphalique, il montre une allométrie majorante de 1,65 chez le mâle ; Ant. II et Ant. III sont fortement modifiés ; b_1 et c_1 sont bien développés ; b_2 à b_5 et c_1 sont réduits. De plus, Ant. II porte une trichobothrie externe.

— Ant. du mâle très modifiée : *Sminthurides, Stenacidia, Pygicornides, Jeannenotia, Deboutte-villea* et *Denisiella* ; Ant. I subit une forte allométrie majorante chez le mâle et est très puissant ; Ant. II et Ant. III sont très modifiés et présentent des appendices des séries b et c bien développés, une ou deux trichobothries externes sur Ant. II et parfois une sur Ant. III (*Denisiella*). Dans ce niveau évolutif de l'antenne, quatre genres présentent par ailleurs d'autres caractères sexuels secondaires ; sur Ant. II et Ant. III, certains éléments des séries b et c sont très modifiés (en lamelle, en vésicule, ...).

Le quatrième article antennaire peut, lui aussi, être affecté par le dimorphisme sexuel secondaire : chez certains *Sminthurides*, il est subsegmenté dans le sexe femelle, mais toujours simple chez le mâle ; l'évolution de ce caractère chez la femelle de *Sminthurides aquaticus* avait déjà été figurée par Falkenhahn (1932) : l'Ant. IV, simple au premier stade adulte femelle, passe progressivement au type subsegmenté. De même, chez *Deboutteville*a, l'Ant. IV est simple chez le mâle, subsegmenté chez la femelle.

Le stade préadulte mâle de quatre genres, *Sminthurides*, *Pygicornides*, *Jeannenotia* et *Denisiella* a pu être observé et les proportions antennaires y diffèrent déjà sensiblement de celle de la femelle. Le tableau ci-dessous indique, pour les deux sexes et le préadulte mâle, les rapports antenne/diagonale céphalique (A/D) et les rapports antennaires (Ant. I : II : III : IV) ; pour *Sminthuridia* et *Deboutte-villea*, ces données n'y figurent pas puisque, dans les deux cas, Murphy (1960 et 1965) n'a indiqué ni la taille de l'Ant. I du mâle, ni les rapports antennaires (on trouvera les mensurations originales ou calculées dans Massoud et Betsch 1972).

	♀					Préad. (P) ♂ Adulte (A)					
	A/D	Ant. I	II	III	IV		A/D	Ant. I	II	III	IV
Sphaeridia pumilis	1,50	1	1,8	1,7	4,6	A	1,80	1	2,5	1,4	4,4
Yosiides himachal	1,60	1	1,1	1,9	3,8	A	2,05	1	1,6	0,95	2,4
Sminthurides aquaticus	1,50	1	1,2	2	4,2	P	1,35	1	1,6	0,9	1,7
						A	1,70	1	1,4	0,7	1,3
Stenacidia hystrix	1	1	1,2	1,2	2	A	1,50	1	1,25	0,66	1,45
Pygicornides torridus	1,35	1	1,6	2,4	4,2	P	1,35	1	1,5	1,1	2,7
						A	1,80	1	1,6	0,9	1,9
Jeannenotia stachi	1,25	1	1,6	2,1	3,9	P	1,50	1	1,35	1,1	2,1
						A	1,85	1	1,5	0,62	1,25
Denisiella sp. (Mad.)	1,15	1	1,4	1,7	2,9	P	1,35	1	1,2	0,6	1,4
						A	1,60	1	1	0,45	0,83

Note : dans le tableau ci-dessus, il convient d'attirer l'attention sur les rapports antennaires chez le mâle : par exemple, si pour *Denisiella*, Ant. I : Ant. II = 1 : 1, cela signifie, non pas qu'Ant. II est peu allongé, mais surtout qu'Ant. I a subi une très forte allométrie majorante.

Le développement du caractère sexuel antennaire chez les mâles s'étend sur trois stades en ce qui concerne les proportions antennaires et sur deux seulement pour les appendices de l'Ant. II et de l'Ant. III (cf. déjà Falkenhahn 1932, mais avec des figures erronées, tant pour le stade préadulte — appendices exagérés — que pour l'adulte — c_1 sur Ant. II — chez *Sminthurides aquaticus*). Parmi

Source : MNHN, Paris

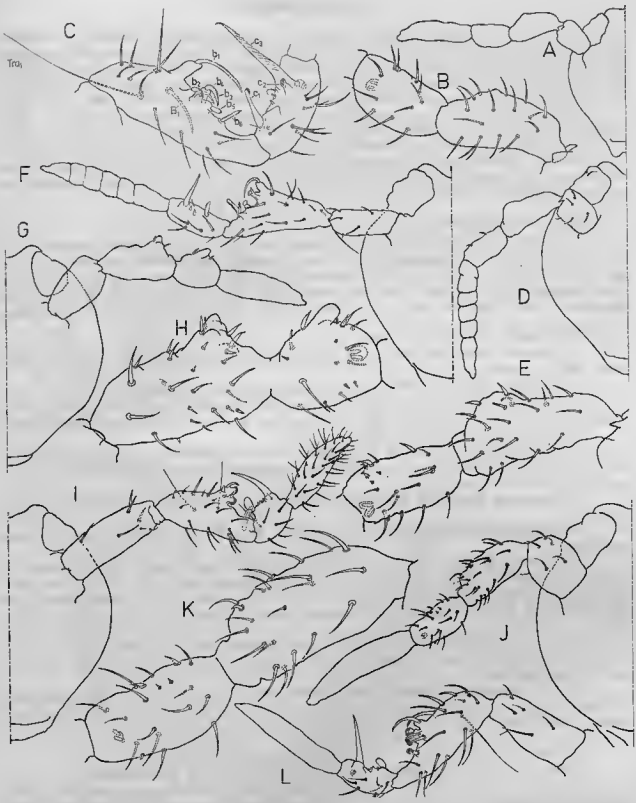

Fig. 34. — Développement de l'antenne des mâles de Sminthurididae. — A, B et C, *Sminthurides aquaticus* ; A et B, préadulte mâle ; C, mâle adulte. — D, E et F, *Pygicornides torridus* ; D et E, préadulte ; F, adulte. — G, H et I, *Denisiella sp.*, de Madagascar ; G et H, préadulte ; I, adulte. — J, K et L, *Jeannenotia stachi* ; J et K, préadulte ; L, adulte. (C et I, d'après Massoud et Betsch 1972, F, d'après Betsch 1969 ; L, d'après Betsch et Massoud 1970).

Source : MNHN, Paris

les quatre genres dont j'ai pu observer le préadulte mâle, deux seulement, *Pygicornides* et *Denisiella*, présentent un Ant. II portant une forte bosse ; peut-être faut-il mettre cette particularité en rapport avec la bosse complexe de l'adulte supportant plusieurs éléments b. Par ailleurs, sur l'Ant. III de *Denisiella*, il existe un lobe important en position moyenne, déjà figuré par Denis (1931). Dans aucun de ces quatre genres, les phanères modifiés n'ont dépassé le stade d'épine simple (Fig. 34).

Les antennes de la femelle ne sont affectées qu'exceptionnellement par un dimorphisme sexuel secondaire, et encore, dans l'un des rares cas connus, *Jeannenotia*, est-ce dans une mesure bien modeste : l'Ant. III et l'Ant. IV portent respectivement, en face ventrale, 2 et 3 macrochètes relativement épais, à apex mousse. Lorsque l'Ant. IV est subsegmenté chez la femelle et simple chez le mâle (certains *Sminthurides*, *Deboutteville*a), il s'agit d'un caractère sexuel secondaire chez la femelle, puisque chez les jeunes individus, l'Ant. IV est simple.

b) *Vésicules métathoraciques des mâles.*

A l'exception des genres *Sphaeridia* et *Yosiides*, les mâles de Sminthurididae présentent tous une paire de vésicules métathoraciques dont le rôle est inconnu. Chez *Sminthurides aquaticus* et *Stenacidia hystrix* (Dallai 1973), leur ornementation est uniquement constituée de grains primaires. Chez le préadulte mâle, cet organe n'est pas encore présent. Mais chez la femelle de *Denisiella sp.* de Madagascar (Mad. 614, 618 et 625), il existe une paire de rudiments de vésicules métathoraciques.

c) *Caractères sexuels secondaires particuliers.*

— *Sphaeridia* : trois caractères ont été étudiés de manière synthétique par Massoud et Delamare (1964) et Murphy (1966)

- des épines dentées postérieures sur le tibiotarse des P_3 des femelles ;
- un ou deux phanères externes sur le tibiotarse des P_3 des mâles au tiers distal, plus ou moins transformés (épine simple, droite ou ondulée, épine bifide, lamelle, ...) selon les espèces du genre ;
- des expansions sur le tube ventral des mâles.

— *Stenacidia hystrix* : bien que la chétotaxie dorsale soit fondamentalement du même type dans les deux sexes, il faut tout de même noter l'extraordinaire développement des macrochètes dorsaux de la femelle (Dallai 1973).

— *Jeannenotia* (Betsch et Massoud 1970) ; quatre caractères sont essentiellement à considérer :

- le petit abdominal du mâle est fortement aplati, de profil ; chez le préadulte mâle, sa forme est normale ;
- à l'arrière du grand abdominal du mâle, deux crêtes longitudinales parallèles portent de 6 à 8 épais macrochètes ; sur un individu, une asymétrie par décalage montrait une soie de la série parallèle externe transformée en macrochète en face d'un macrochète manquant de la série originale. Chez le préadulte mâle, les deux rangées de futurs macrochètes se distinguent nettement des soies environnantes ;
- chez le mâle, le tibiotarse de P_3 porte 4 touffes externes de 2 ou 3 macrochètes dont un par touffe à rebrousse-poil. De plus, la griffe de P_3 est très allongée ; ce caractère apparaît lors de la mue après le stade préadulte ;
- la forme typique du mucron (seule la crête interne est dentée sur le mucron) existe chez les jeunes, toutes les femelles et le préadulte mâle ; chez le mâle, dès le premier stade adulte, le mucron présente deux crêtes dentées.

— *Pygicornides* (Fig. 35).

- l'empodium de P_3 du mâle est modifié et ne présente qu'un court filament fin ;
- la forme du petit abdominal du mâle est très originale : les flancs supérieurs d'Abd. V sont hypertrophiés et plissés et le sommet d'Abd. VI porte une paire d'appendices chitineux de forme complexe, flanqués de trois paires de soies barbelées. Le petit abdominal du préadulte est au moins aussi original que celui du mâle adulte : Abd. VI porte, à son sommet, une paire d'épines proches du plan sagittal et, vers l'extérieur, deux longues protubérances molles recouvertes d'un tégument à ornemen-

Source : MNHN, Paris

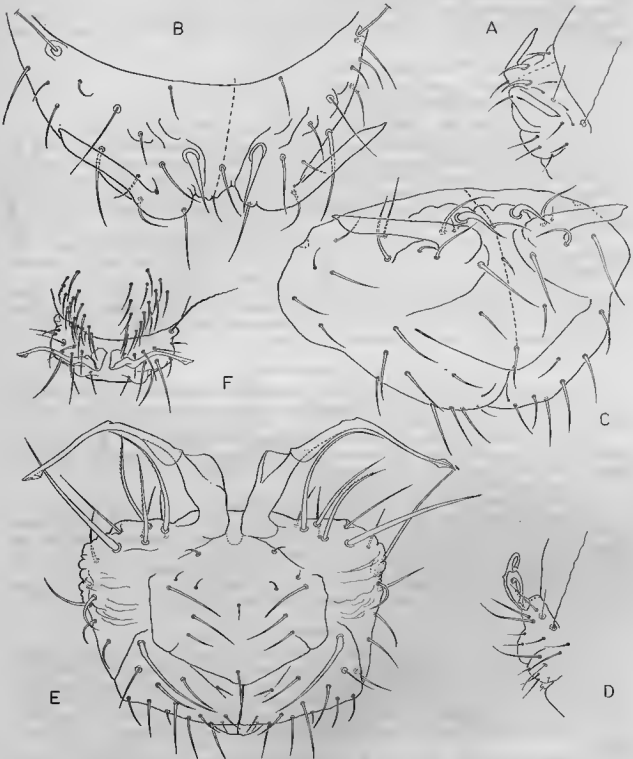

FIG. 35. — Développement des caractères sexuels secondaires sur le petit abdominal de *Pygicornides torridus*. A, B et C, préadulte mâle. — D, E et F, adulte mâle. A, D et F d'une part, B, C et E d'autre part sont respectivement à des grossissements identiques. (E, d'après BETSCH 1969).

Source : MNHN, Paris

tation exclusivement composée de grains primaires. Le matériel ne contenant malheureusement pas de préadulte en préparation de mue, il est basardeux d'établir des homologies entre appendices, épines, protubérances et flancs d'Abd. V hypertrophié, tellement la morphologie et la chétotaxie ont été perturbées entre ces deux stades.

— *Debouttevillea* (Murphy 1965) :

- une forte épine interne sur le tibiotarse de P_2 de la femelle.
- plusieurs épines au-dessus du clypeus du mâle.

— *Denisiella* (d'après *Denisiella sp.* de Madagascar, Mad. 614, 618 et 625) :

- chétotaxie dorsale : le mâle ne porte que 9 paires de macrochètes abdominaux sur Th. III et la moitié antérieure de l'abdomen alors que chez la femelle, les macrochètes couvrent l'ensemble de l'abdomen. Chez les jeunes, la chétotaxie dorsale est identique à celle du mâle, à l'épaisseur des macrochètes près. Chez le préadulte femelle, les macrochètes postérieurs apparaissent, moins longs et moins épais que chez l'adulte. Chez *Denisiella*, le dimorphisme sexuel secondaire affecte donc la chétotaxie dorsale de la femelle (Fig. 36) ;
- tibiotarse de P_1 du mâle : dans sa portion basale externe renflée, il porte 4 formations chitineuses en forme de cuvette, de rôle inconnu. Chez le préadulte, cette portion basale du tibiotarse est également renflée et présente 4 épines à embase très large.
- tibiotarse de P_3 : les deux sexes portent, sur leur face interne, des épines à apex mousse et à expansions latérales mousses, au nombre de 4 chez le mâle, 5 chez la femelle. Ces épines apparaissent aux stades préadultes mâle et femelle, mais sont moins ornées que chez les adultes. De plus, deux macrochètes externes subbasaux caractérisent le tibiotarse de P_3 de la femelle.

2. — *Arrhopalitidae.*

Les manifestations du dimorphisme sexuel sont rares dans cette famille : le genre *Collophora* n'est connu que par des femelles, et, chez *Arrhopalites*, les phénomènes parthénogénétiques sont très fréquents (Massoud et Pinot 1973).

Les mâles adultes d'*Arrhopalites terricola* de la région de Toulouse (Bois de Preissac) et d'*A. pygmaeus* de la grotte de Mont de Chac (Haute Garonne) présentent un petit abdominal qui se différencie de celui de la femelle par trois caractères, au sommet d'Abd. VI :

- une formation chitineuse médiane, bilobée ;
- deux formations chitineuses proéminentes, symétriques ;
- une granulation tégumentaire non uniforme : la zone supérieure englobant les trois formations chitineuses paraît lisse ; en arrière, existe une zone à granulation tégumentaire très fine, vraisemblablement de type primaire ; enfin la région englobant les soies circumanales de la valve supérieure est couverte de grains secondaires, comme le reste du petit abdominal.

Ce dimorphisme sexuel, d'après l'observation d'un préadulte mâle en préparation de mue, apparaît brutalement après la mue conduisant au premier stade mâle adulte (Betsch et Cassagnau 1966).

3. — *Katiannidae.*

En dehors des manifestations générales du dimorphisme sexuel, ce n'est que chez *Zebulonia massoudi* (Betsch 1970) qu'a été découvert un caractère sexuel secondaire original. Chez le mâle, Th. II et Th. III sont élevés en une bosse dorsale glandulaire (100 µm de long, 75 µm de large, 50 µm de haut) composé de deux unités cellulaires dont l'axe est parasagittal et dont la limite entre les deux cellules est floue ; le massif glandulaire est creusé à son sommet d'une cavité transversale et est bordé latéralement par deux séries de faisceaux musculaires. Le sommet de la bosse est dépourvu de grain secondaire.

Le développement de cette bosse glandulaire commence dès le stade précédant le préadulte par une faible élévation à la limite de Th. II et Th. III ; les grains secondaires s'écartent à ce niveau ; l'étude histologique topographique ne montre pas encore de massif organisé. Au stade préadulte, l'allure générale de la bosse s'est peu modifiée, mais le massif glandulaire réduit est déjà différencié en deux

Source : MNHN, Paris

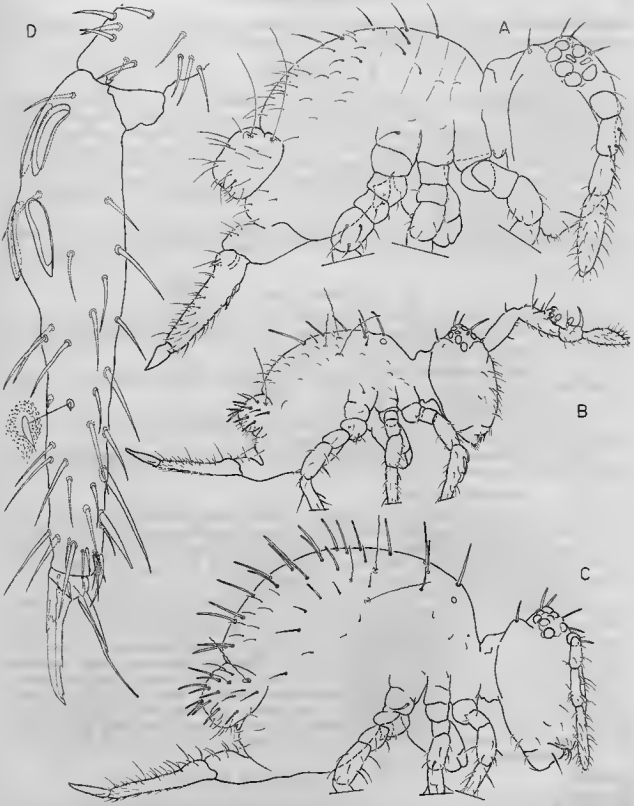

Fig. 36. — Développement des caractères sexuels secondaires chez *Denisiella sp.*, de Madagascar. — A, premier stade (grossi 2,5 fois par rapport à B et C). — B, mâle adulte. — C, femelle adulte. — D, tibiotarse de la patte antérieure du mâle.

Source : MNHN, Paris

cellules creusées d'une petite cavité transversale ; à la limite de Tb. II et Th. IIf, la zone à grains uniquement primaires s'est encore étendue, repoussant les grains secondaires (Fig. 37).

4. — *Sminthuridae.*

Les cas de dimorphisme sexuel secondaire dans cette famille sont très rares. La seule manifestation originale a été observée dans le genre *Richardsitas* (Betsch 1975 et 1977). La chétotaxie dorsale du mâle est tout à fait remarquable : alors que chez la femelle, le revêtement dorsal est composé de macrochètes finement dentés, mêlés, à l'arrière, à des soies fines, chez le mâle, il existe à la place des macrochètes de Th. IfI, Abd. f, de la zone latérale en arrière des trichobothries A, B, C et de la partie postérieure d'Abd. fV, trois ou quatre plages portant un très grand nombre de courts phanères sphériques ou en flamme de bougie ; il existe de toute évidence, des phanères surnuméraires par rapport à la chétotaxie de la femelle.

Chez un préadulte mâle en préparation de mue, la chétotaxie est tout à fait identique, mais les phanères modifiés sont très petits. Sous la cuticule, les phanères de l'adulte sont bien caractéristiques.

5. — *Bourletiellidae.*

Les représentants de cette famille sont presque aussi richement pourvus de caractères sexuels secondaires que les Sminthurididae. Très généralement, chez la femelle, le petit abdominal est très allongé par rapport à celui du mâle.

— *Pseudobourletiella* (Mac Gillivray 1893, Folsom 1934, Maynard 1951, Yosii et Lee 1963, Richards 1968).

Le mâle est caractérisé par

- 2 épines sur le sommet d'Abd. Vf, une paire d'épines latérales sur Abd. V et une rangée d'épines le long du bord postérieur du grand abdominal ;
- un « nasal organ » sur l'avant de la tête ; selon Richards, il serait constitué d'évaginations du tégument et non de soies modifiées.

— *Bourletiella* (Fig. 38).

- dans ce genre, les mâles adultes, sauf ceux qui sont « phénotypiquement neutralisés » (Cassagnau 1963 et 1964 et Ellis 1975), sont caractérisés par un Abd. Vf dont le sommet est déformé et surélevé, ce qui leur donne un profil caractéristique « en pointe de sabot » (Cassagnau 1964). Selon les espèces, cette déformation est plus ou moins importante ; chez *B. hortensis*, on peut observer une légère modification du profil dès le stade précédant le préadulte.

Parallèlement à cette déformation du sommet de la valve supranale, certaines soies se modifient profondément. Deux systèmes de nomenclature ont été proposés ; le premier, de Delamare et Massoun (1963) est très parlant pour certains éléments, poil précrêtal (p.p.cr.), paire antérieure et paire postérieure de crochets sexuels (cr.s. I et cr.s. If), mais cette nomenclature, bonne pour les adultes, ne permet de rendre compte ni de l'évolution des caractères chez les deux stades précédant l'adulte (où il n'existe ni crête, ni crochet) ni de la chétotaxie des mâles adultes phénotypiquement neutralisés. C'est pourquoi, la nomenclature proposée par Cassagnau (1964), bien qu'un peu arbitraire (parce que pratique) par la distinction des soies sexuelles paires, sp, qui se transforment normalement en crochets et des soies sexuelles latérales, sl, permet de caractériser toutes les soies modifiées quel que soit le stade de l'animal ou son état physiologique.

Les correspondances sont :

Cassagnau	Delamare et Massoun
Si 1 et Si 2	= p.p.cr. et p.p.s.
Sp 1 et Sp 2	= cr.s. I et cr.s. If
Sl 1 à 5	= p.s. II (poils sexuels secondaires ; 3 seulement sont envisagés).

Source : MNHN, Paris

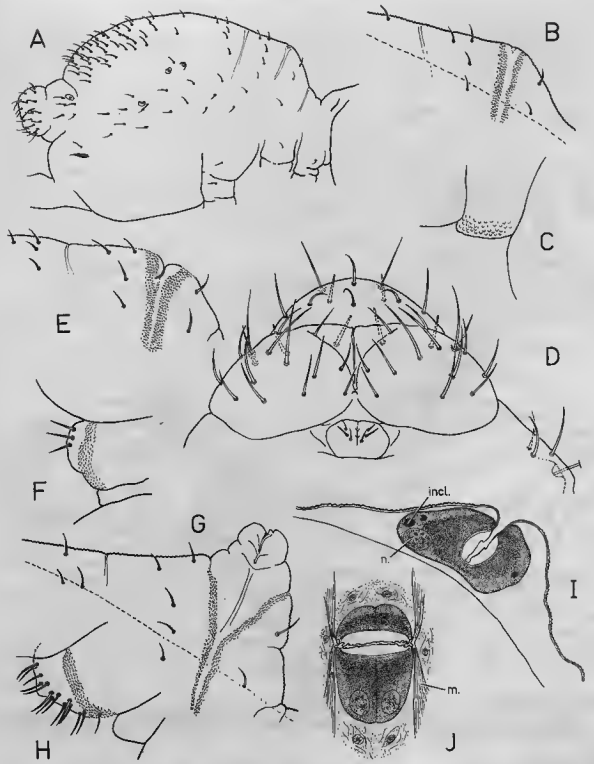

Fig. 37. — Développement des caractères sexuels secondaires chez le mâle de *Zebulonia massoudi*. — A, B et C, stade précédant le préadulte mâle. — D, E et F, préadulte mâle. — G, H, I et J, mâle adulte. (B, E et G, bosse dorsale et profil ; C, F et H, plaque génitale de profil ; I et J, coupes schématiques parasagittale et longitudinale horizontale à travers la bosse dorsale du mâle adulte. D'après Betsch 1970).

Source : MNHN, Paris

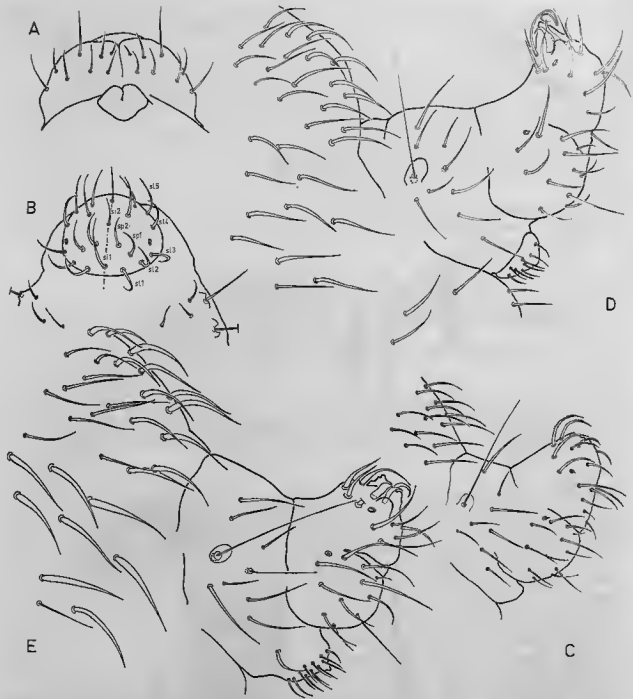

FIG. 38. — Caractères sexuels secondaires sur le petit abdominal du mâle de *Bourletiella*. — A, B, C et D, *Bourletiella hortensis* ; A, B et C, préadulte mâle, vues inférieure, supérieure et de profil ; D, mâle adulte, de profil. — E, *Bourletiella viridescens*, mâle adulte, de profil.

Chez *B. hortensis*, l'ensemble de ces soies est strictement indifférencié au stade précédant le préadulte. Au stade préadulte (Fig. 38, A, B et C), plusieurs d'entre elles sont épaissies et barbelées, mais il n'existe pas de rudiment de crête. Dès le premier stade adulte (Fig. 38, D), apparaissent une crête médiane élevée, entre Si 1 et Si 2, et une paire de crêtes latérales tandis que les soies du sommet

Source : MNHN, Paris

d'Abd. VI se différencient en un long flagelle contourné (Si 1), deux paires de crochets (Sp1 et Sp2) et diverses épines.

Les différences spécifiques dans le genre concernent principalement la morphologie de ces éléments : Si 1 peut être un flagelle ou une épine arquée parallèle au sommet de la crête médiane, Si 2 est une épine dirigée vers l'arrière (*B. hortensis* et *B. viridescens* ; Fig. 38, E) ou vers l'avant (*B. radula* et *pistillum*) ; Sp 1 et Sp2 sont toujours transformés en crochets de forme et d'orientation caractéristiques de l'espèce ; la série Si est plus ou moins spiniforme.

• la chétotaxie dorsale postérieure des mâles est toujours composée en majorité de soies arquées et plus ou moins épaissies. Chez le préadulte mâle, les jeunes et les Iemelles adultes, ces soies sont fines et à courbure normale.

Les mâles de trois espèces de *Bourletiella* présentent une neutralisation phénotypique facultative et limitée pendant un cycle annuel (*B. radula* en deuxième génération, Cassagnau 1963 et 1964 ; *B. pistillum*, Ellis 1975) ou obligatoire (*B. pruinosa*, Ellis 1975). Les caractères sexuels secondaires sont alors totalement défaut ; le petit abdominal du mâle, à l'exception de l'orifice génital, ressemble exactement à celui d'une immature.

— Heterosminthurus.

• La tête des *Heterosminthurus* porte des soies longues parlois un peu épaissies sur son sommet (*H. insignis, novemlineatus* et *nonlineatus*), des épines parlois très épaisses également sur son sommet (*H. claviger* et *bilineatus*) ou sur le clypeus (*H. nymphes*). Le développement de ces caractères n'a pu être observé.

• La moitié antérieure du grand abdominal de *H. nonlineatus* présente de nombreuses épines très courtes (Gisin 1946 et 1960).

— Nasosminthurus.

D'après Womersley (1932), le mâle présente également un « nasal organ » supralabral consistant en une vingtaine d'épines saillantes ; par sa structure, ce « nasal organ » est donc très différent de celui de *Pseudobourletiella*. Ces épines sont déjà parfaitement discernables chez le préadulte (Fig. 40, B et C).

— Bourletides.

Ce genre est l'un des plus originaux de la Iamille par son dimorphisme sexuel secondaire (Betsch et Massoud 1972) ; le mâle est caractérisé par :

• la morphologie et la chétotaxie céphalique ; la tête présente une bosse interoculaire et une bosse supralabrale garnie de 9 épines ;

• l'antenne morphologiquement modifiée et portant des appendices spécialisés : les rapports antennaires sont différents dans les deux sexes ; chez le mâle, l'Ant. III est plus petit que l'Ant. II (Ant. I : II : III : IV = 1 : 2,3 : 1,9 : 4,7 chez le mâle ; 1 : 2,1 : 2,4 : 5,1 chez la femelle).

La partie distale d'Ant. II et la moitié basale d'Ant. III, toutes deux renflées, portent 7 appendices spiniformes et barbelés dont les deux plus importants sont recourbés en crochet. Ces appendices sont tous dirigés vers l'avant (Fig. 40, A). Cette morphologie de l'antenne lait penser à un organe d'accrochage éventuel, mais dont le mécanisme serait différent de celui des Sminthurididae (Betsch et Massoun 1972).

L'évolution de ces caractères sexuels secondaires n'a pu être étudiée, le matériel que nous avait confié Wallace ne contenant aucun stade jeune.

— Massoudia.

Presque toute la face dorsale des segments abdominaux I à VI du mâle est recouverte de lortes épines en flamme de bougie, courtes et dissymétriques. Sur Abd. VI, le nombre d'épines en avant de la ligne de soies circumanales est supérieur au nombre de soies présentes chez la Iemelle (Betsch 1974).

Source : MNHN, Paris

— *Bovicornia.*

Ce genre est remarquable par ses caractères sexuels secondaires :

• la morphologie de la tête du mâle : les mâles adultes du genre *Bovicornia* sont caractérisés par une énorme bosse au sommet de la tête, qui porte deux « cornes », deux ou trois longs flagelles, de très nombreuses soies très courtes et fines et de petits organes de formes diverses (sphériques ou en flamme de bougie). De plus, la première rangée de soies supralabrales peut voir deux ou quatre de ses soies se transformer en épines. Pratiquement, toutes les autres soies céphaliques sont très longues chez *B. greensladei.*

L'évolution de ces caractères (Fig. 39 ; Betsch 1967) chez *B. greensladei* se fait essentiellement en deux temps : au stade préadulte, une bosse de faible développement porte à son sommet 5 soies bien développées et, au-dessous, de nombreuses petites soies ; il est impossible, par contre, de dire quelles soies se transforment en organes « en flamme de bougie » ; les deux soies externes supralabrales sont épaissies. Au premier stade adulte, les caractères du genre apparaissent immédiatement et ne font que se renforcer légèrement au deuxième stade adulte.

Les épines supralabrales montrent un bon exemple d'une potentialité de développement d'un caractère sexuel secondaire pour l'ensemble du genre ; selon les espèces, le développement effectif est nul (0 épine, *B. rhinoceros*), partiel (2 épines internes, *B. pauliani* ou 2 épines externes, *B. greensladei*) ou total (4 épines, *B. coronata*). Pour *B. uniformis*, Murphy n'a pas indiqué ce caractère qui est donc, en principe, le même que pour *B. rhinoceros.*

— l'allométrie majorante de l'antenne et en particulier de l'Ant. III du mâle a déjà été vue précédemment.

— la morphologie et la chétotaxie de l'antenne : les mêmes caractères sexuels secondaires peuvent apparaître chez l'un ou chez l'autre ou les deux sexes d'une même espèce (Massoun et Betsch 1972). En effet, deux modifications peuvent intervenir : l'épaississement d'un ou de deux articles antennaires et la transformation de certaines soies en épines. Chez *Bovicornia coronata* et *B. greensladei*, c'est chez le mâle uniquement que ces caractères sont présents ; chez *B. rhinoceros*, les épines n'apparaissent que chez la femelle (mais sans épaississement d'article) ; chez *B. uniformis*, le mâle et la femelle portent tous deux des épines sur l'antenne. Ce cas d'apparition des mêmes caractères sexuels secondaires dans les deux sexes est unique chez les Symphypléones et pose le problème du déterminisme de cette manifestation.

Le développement de la bosse et des épines sur l'Ant. II suit la même règle que pour la bosse céphalique : annonce de différenciation dès le stade préadulte et réalisation de la structure définitive au stade adulte I.

— *Rastriopes.*

Dans une population de *Rastriopes* typique, de l'Ouest de Madagascar (espèce non déterminée), deux caractères sexuels secondaires ont été observés

• alors que la femelle et le préadulte mâle présentent des soies dorsales normales sur le grand abdominal, chez le mâle il existe plusieurs épines assez longues en « flamme de bougie » ;

• l'ornementation épicuticulaire du grand abdominal de la femelle est constituée par un réseau très lâche et souvent irrégulier de gros grains primaires ; chez le préadulte mâle ce réseau est plus serré, mais d'allure semblable à celui de la femelle alors qu'on ne peut plus déceler aucun réseau de grains chez le mâle adulte où le tégument est entièrement ridé.

— *Parabourletiella* (Betsch 1975).

Le mâle de ce genre extraordinaire de la forêt xérophile du Sud-Ouest de Madagascar est caractérisé par

• une paire de bosses latérales, très proéminentes, sur le grand abdominal dont le tégument a perdu sa granulation. Des coupes histologiques montrent qu'elles renferment une partie de l'appareil génital ;

• une rangée transversale de 7 disques lamelleux qui sont des soies transformées à l'arrière

Source : MNHN, Paris

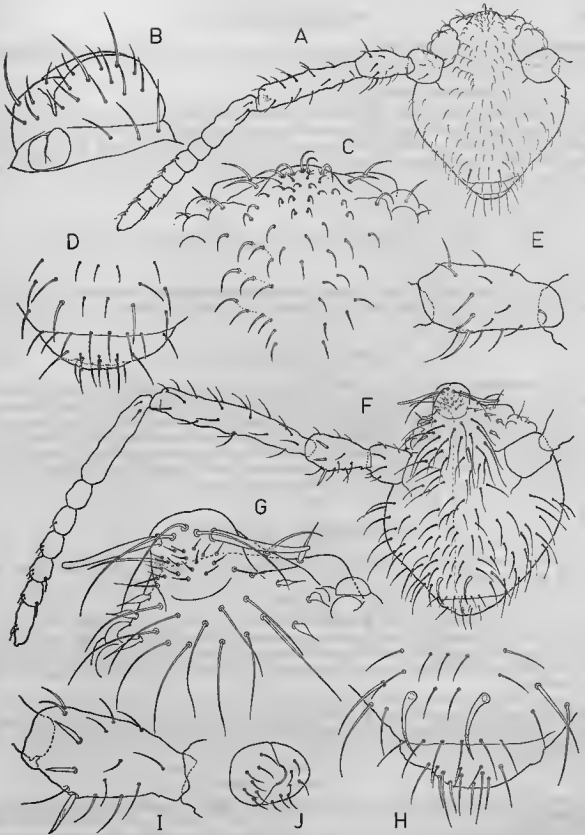

Fig. 39. — Développement des caractères sexuels secondaires céphaliques et antennaires chez le mâle de *Bovicornia greenshadei*. — A, B, C, D et E, préadulte mâle. — F, G, H, I et J, mâle au premier stade adulte (A et F, tête et antenne ; B et J, petit abdominal et plaque génitale ; C et G, bosse céphalique ; D et H, zone supralabrale ; E et I, Ant. II ; d'après Bersch 1967).

Source : MNHN, Paris

du grand abdominal (Fig. 40, D et E). Le rôle de ces formations est inconnu ; chaque disque est en relation avec un massif cellulaire sous-jacent.

— *Paulianitas* (Betsch 1977).

Le petit abdominal du mâle présente 11 soies fortement modifiées sur la valve supérieure : elles sont épaisses dans le tiers basal, puis progressivement aplaties vers l'extrémité (Fig. 40, F et G). A l'arrière du grand abdominal, le tégument, très épaissi (comme chez *Sminthurus* et *Allacma*), est percé d'une sorte de boutonnière par où ressort une petite protubérance à tégument fin portant quelques soies minuscules.

III. — TYPES DE DÉVELOPPEMENT DES CARACTÈRES SEXUELS

De cette longue énumération de caractères sexuels primaires et secondaires et de leur évolution au cours du cycle vital, nous pouvons en déduire les grandes lignes du développement.

A. — Caractères sexuels primaires externes.

Le développement des orifices génitaux des deux sexes est progressif et se poursuit pendant deux ou trois stades. Parfois, dès le deuxième, mais souvent dès le troisième stade, on peut savoir si un individu va devenir un mâle ou une femelle ; le pli génital transversal d'une future femelle ou le pli longitudinal d'un futur mâle sont marqués par une zone lisse provenant de la coalescence des grains primaires dès le stade précédant le préadulte ; de plus, la forme du tubercule génital est caractéristique à ce stade. Au stade préadulte, une chétotaxie réduite se met parfois en place ; chez *Sminthurus viridis*, il existe déjà une amorce d'ornementation épicuticulaire digitée.

B. — Caractères sexuels secondaires.

Leur apparition est plus ou moins rapide selon les genres envisagés et on peut considérer deux types de développement.

1. — *Développement subit.*

Ce type est assez rare. Pour *Arrhopalites terricola* (Betsch et Cassagnau 1966), l'observation des préadultes en préparation de mue des deux sexes permet d'affirmer que les caractères sexuels secondaires sur les soies circumanales (dont l'appendice anal) de la femelle et sur le sommet du petit abdominal du mâle apparaissent brutalement. Par contre, l'allométrie majorante de l'antenne du mâle est progressive.

Dans d'autres groupes, certains caractères isolés peuvent aussi apparaître brutalement : le mucron à deux crêtes dentées du mâle de *Jeannenotia*, les vésicules métathoraciques des mâles de *Sminthurides* et *Jeannenotia*, la griffe de P_3 allongée chez le mâle de *Jeannenotia*, l'écrasement du petit abdominal du mâle de *Jeannenotia*.

2. — *Développement progressif.*

Le développement d'un caractère sexuel secondaire étalé sur deux ou trois mues est une règle assez générale.

a) Dans la grande majorité des cas, cette différenciation intéresse les mues conduisant au stade précédant le préadulte (facultative pour cette première mue), au stade préadulte et au stade adulte I : l'appendice anal chez la plupart des Symphypléones, antenne des Sminthurididae, chétotaxie dorsale

Source : MNHN, Paris

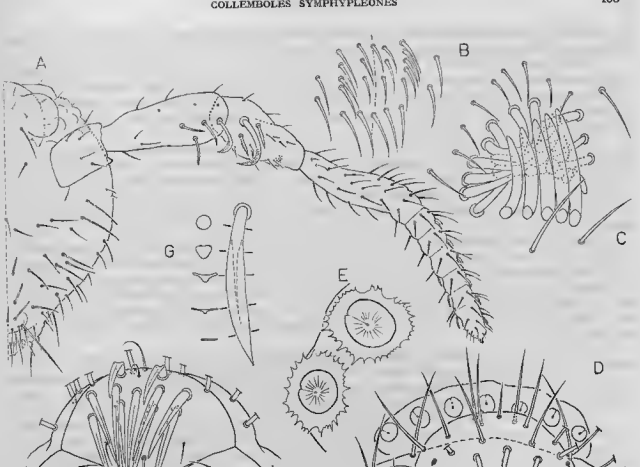

FIG. 40. — Caractères sexuels secondaires chez certains Bourletiellidae. — A, tête et antenne du mâle de *Bourletides wallacei* (d'après BETSCH et MASSOUD 1972). — B et C, « nasal organ » chez le préadulte et le mâle adulte de *Naosminthurus dimorphus* (C d'après WOMERSLEY 1932). — D et E, segments abdominaux IV à VI et détail de deux disques lamelleux sur Abd. IV chez le mâle de *Parabourletiella mahafalensis* (d'après BETSCH 1975). — F et G, petit abdominal et détail d'une soie modifiée de la valve supérieure chez le mâle de *Paulianitas viettei* (d'après BETSCH 1977).

de *Jeannenotia* et *Denisiella*, P_1 de *Denisiella*, bosse dorsale de *Zebulonia*, chétotaxie des femelles de *Bourletiella hortensis* (en permanence) et de *B. radula* (en première génération), tête et antenne de *Bovicornia*, ...

b) Chez certains Bourletiellidae, la différenciation intéresse les mues conduisant aux stades préadulte, adultes I et II : appendice anal de *Bovicornia greensladei*, chétotaxie périanale de la femelle

Source : MNHN, Paris

de *Bourletiella pruinosa* (Ellis 1975), chétotaxie périanale de *Bourletiellitas imerinensis* et de *Rastriopes* sp. (Madagascar), au premier stade adulte femelle.

Chez *Bourletiella pruinosa*, la neutralisation phénotypique au stade adulte I est obligatoire, puis les femelles de stades ultérieurs présentent les caractères sexuels secondaires normaux de l'espèce. Cette espèce est connue des zones dunaires sèches des Pays-Bas et de Gotland sur les hords de la Mer Baltique où tous les mâles sont phénotypiquement neutralisés pendant toute la période de l'année où l'espèce existe (Ellis 1975).

Chez *Rastriopes* sp. de l'Ouest de Madagascar, l'appendice anal et les soies circumanales sétiformes ne caractérisent que le premier stade adulte femelle mais les mâles présentaient, au même stade, tous leurs caractères sexuels secondaires. De même, seul le premier stade adulte femelle de *Bourletiellitas imerinensis* porte un appendice anal court et des soies circumanales peu différenciées ; il a été récolté dans son habitat normal, sous des conditions particulièrement favorables (pleine saison des pluies).

Quant à *Bovicornia greensladei*, il y a disjonction entre le développement de l'appendice anal d'une part, et des soies circumgénitales a_0 et a_1 d'autre part. Dès le premier stade adulte, les caractères sexuels secondaires affectant a_0 et a_1 sont identiques à ceux de l'immense majorité des femelles adultes de l'espèce (ce n'est qu'aux quatrième et cinquième stades adultes que certaines femelles acquièrent des a_0 hifurquées) alors que la forme caractéristique de l'appendice anal n'apparaît qu'au deuxième stade adulte. Ici également, les caractères sexuels secondaires des mâles au premier stade adulte sont bien développés.

c) Chez *Bourletiella radula*, l'apparition des caractères sexuels secondaires est différée au troisième ou au quatrième stade adulte femelle et n'intervient pas chez les mâles de deuxième génération de certaines colonies, dans des proportions variables selon les conditions écologiques du milieu (chute thermique, déficit hygrométrique) (Cassagnau 1963, 1964).

L'étude histologique (Cassagnau 1964) et comportementale (Raynal 1973) a montré que, chez les mâles, l'appareil reproducteur était hypertrophié et que le comportement de reproduction typique du genre était remplacé par un dépôt de spermatophores pédonculés pris au hasard par les femelles ; par contre, « à peu prés toutes les femelles neutralisées ... étaient en phase de repos, les grosses femelles de fin de saison étant pour la plupart en pleine vitellogénèse » (Cassagnau 1964). Pourtant, Raynal (1973) a observé des pontes en nombre plus important d'œufs plus gros par les femelles neutralisées que par les femelles normales de *B. radula*.

Quelle est la signification du développement retardé de l'appendice anal chez certains Bourletiellidae ? Trois données sont à rappeler :

— un rôle de l'appendice anal (et des autres soies circumanales) est possible dans le transfert de l'œuf depuis l'orifice génital à l'orifice anal où il est enrobé d'un fluide anal mêlé souvent de particules solides ayant simplement transité par le tube digestif (Massoud et Pinot 1973 ; Betsch-Pinot 1976) ;

— chez les Symphypléones, le stade où la femelle pond le premier œuf est connu pour un très petit nombre d'espèces. En présence de mâles, la femelle de *Sminthurides aquaticus* est fécondée au premier stade adulte mais elle doit muer avant de pondre (Falkenhahn 1932). Par contre, il est certain que chez les Dicyrtomidae et les Sminthuridae, la ponte a lieu au même stade que la fécondation ; le stockage des spermatozoïdes dans les réceptacles séminaux, sujets à la mue, est impossible d'un stade à l'autre. Parmi les Bourletiellidae, la ponte a également lieu au même stade que la fécondation chez *Heterosminthurus insignis* (Bretfeld 1977), mais aucune donnée n'existe pour les autres genres ;

— l'étude histologique des femelles neutralisées de *Bourletiella radula* a montré qu'elles étaient presque toutes en phase de repos ovarien (Cassagnau 1964).

Il est actuellement impossible de dire si, chez les genres de Bourletiellidae dont l'appendice anal est peu différencié au premier stade adulte, la femelle adulte I est en phase de repos sexuel et ne passe en phase d'activité sexuelle qu'au deuxième stade adulte, lorsque l'appendice anal et les soies circumanales ont acquis leur morphologie définitive. Il existerait peut-être une neutralisation phénotypique normale, éventuellement sans fécondation ni ponte, au premier stade adulte femelle seulement, chez certains genres (*Bovicornia, Rastriopes, Bourletiellitas*), sans cause externe apparente,

Source : MNHN, Paris

alors que, chez *Bourletiella radula* (Cassagnau 1963, 1964), la neutralisation atteint les mâles et une partie des femelles pendant plusieurs stades, sous des conditions écologiques défavorables, ce qui prolongerait cette neutralisation.

Chez les mâles neutralisés de *B. radula*, Cassagnau n'a pu observer de phase de ralentissement ou de repos dans la gonade. Mais, il faut bien admettre que le comportement reproducteur des mâles neutralisés de *B. radula* observé par Raynal (1973) diffère totalement de celui, caractéristique, des *Bourletiella* non neutralisés (Bretfeld 1970, mais avec possibilité de dépôt de spermatophores en dehors d'un appariement chez *B. viridescens* et *B. hortensis*). La présence des caractères sexuels secondaires au sommet de Abd. VI des *Bourletiella* mâles paraît indispensable à l'apparition du comportement reproducteur avec parade caractéristique du genre.

Si, pour l'immense majorité des Symphypléones, l'apparition des caractères sexuels secondaires d'une espèce donnée, dans les conditions écologiques normales, accompagne la maturation sexuelle et chétotaxiques de l'orifice génital (Cassagnau 1964, pour les populations partiellement neutralisées du point de vue phénotypique).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Troisième Partie

MODALITÉS DE LA REPRODUCTION

I. — GÉNÉRALITÉS SUR LA REPRODUCTION DES COLLEMBOLES

A. — Reproduction parthénogénétique.

Chez les Collemboles, l'existence de la parthénogenèse a longtemps été controversée. Dès 1922, Grassé a émis l'hypothèse de son existence chez le Poduromorphe *Hypogastrura armata*, mais jusqu'à présent le problème n'a pas été approfondi chez cette espèce. Par ailleurs, la parthénogenèse facultative a été démontrée chez les Poduromorphes *Onychiurus hortensis* (Choudhuri 1958), *Tullbergia krausbaueri* (Petersen 1971) et *Neanura muscorum* (Cassagnau 1972 ; parthénogenèse géographique), les Isotomides *Folsomia candida* (Goto 1960, Marshall et Kevan 1962, Husson et Palevody 1967), *Folsomia cavicola* (Goto 1960) et *Isotoma notabilis* (Petersen 1971) et chez les Symphypléones *Arrhopalites sericus* et *A. caecus* (Massoud et Pinot 1973).

B. — Reproduction sexuée.

Dans l'immense majorité des Collemboles, le transfert du sperme s'effectue par un spermatophore qui est un amas de spermatozoïdes enveloppés dans une membrane de condensation.

Le spermatophore a été décrit pour la première fois par Schaller (1952) chez l'Entomobryen *Orchesella villosa* et, par la suite, dans de nombreuses familles. Néanmoins, le mode de transmission du sperme est encore totalement inconnu dans plusieurs familles. Toutes les données sur la morphologie et la taille du spermatophore des espèces étudiées sont fournies par Schaller (1952, 1953, 1970 et 1974), Mayer (1957), Schliwa (1965), Hale (1965), Bretfeld (1970 et 1971), Cassagnau (1971), Raynal (1973) et Betsch-Pinot (1976).

Le spermatophore est pédonculé dans la majorité des cas ; le pédoncule peut traverser la gouttelette spermatique chez les Entomobryens, Isotomides, Dicyrtomidae et Sminthuridae, ou s'épanouir en deux ou plusieurs nervures qui enserrent partiellement cette gouttelette chez les Poduromorphes (Cassagnau 1971) et chez les Symphypléones du genre *Bourletiella* (Raynal 1973). Généralement, le spermatophore est simple ; Cassagnau (1971) a décrit, chez certains Neanuridae, des spermatophores composites qui sont en réalité un empilement de spermatophores simples qu'un ou plusieurs animaux déposent sur un pédoncule ou même parfois sur une gouttelette.

Le comportement reproducteur est très varié et Mayer (1956 et 1957) a résumé pour la première fois les cas possibles de transmission du sperme

1. Le dépôt et la réception du spermatophore se font « au hasard » et sont indépendants de la présence du partenaire chez les Poduromorphes *Onychiurus armatus* et *Tullbergia quadrispina* où une gouttelette spermatique simple, sans pédoncule, est déposée sur le substrat. Mayer a observé un com-

Source : MNHN, Paris

portement de recherche du spermatophore brusquement déclenché chez la femelle qui s'en est approchée fortuitement ; elle tâte la gouttelette spermatique avec ses antennes puis avance son abdomen traînant sur le sol jusqu'à ce que la gouttelette soit absorbée par l'orifice génital.

2. Chez les Entomobryens *Orchesella villosa, O. flavescens, Tomocerus vulgaris, Lepidocyrtus paradoxus* et les Symphypléones *Sminthurinus aureus, Dicyrtoma fusca, Sminthurus viridis* et *Allacma fusca*, le spermatophore est pédonculé et fixé sur le substrat ; son émission et sa réception se font également « au hasard » mais les mâles présentent une plus grande activité en présence de la femelle. D'après Mayer, la stimulation des mâles ne se traduit pas par une plus grande production de spermatophores mais seulement par une cadence plus rapide de dépôt.

3. Chez le Symphypléone *Dicyrtomina minuta*, le spermatophore est également pédonculé et son dépôt sur le substrat par le mâle est généralement déclenché par la présence de la femelle. Mais l'émission et la réception du spermatophore peuvent aussi avoir lieu en dehors de la présence de l'un des partenaires. Le mâle dépose des spermatophores devant la femelle et il peut arriver que celle-ci soit ainsi entourée de spermatophores ; lors d'une progression ultérieure, elle heurte accidentellement l'un d'eux. Par ailleurs, Mayer pense que, par certains points, le Symphypléone *Allacma fusca* pourrait se comporter d'une manière analogue.

Dans ces deux derniers cas où l'émission et la réception du spermatophore pédonculé ne sont pas liées, le transfert du sperme n'a pas encore été observé de manière satisfaisante. Selon Mayer (1957), les femelles, après avoir heurté de manière fortuite un spermatophore, entreraient en « motivation de réceptivité » et s'orienteraient dès lors plus ou moins vers les spermatophores. Chez *Dicyrtomina minuta* (Hale 1965), une femelle isolée auparavant durant une période de 40 jours et mise en présence de spermatophores, pendant cinq minutes, les heurte mais ne montre pas de comportement de prise. Certains œufs pondus ultérieurement ayant éclos, Hale pense que le sperme se trouvant à la surface du corps a pu se diriger vers l'orifice génital par une réaction « chémotactique » ou y être transféré, ce que seuls les filaments exsertiles du tube ventral pourraient effectuer.

Le comportement reproducteur du Poduromorphe *Podura aquatica* peut être placé dans ce contexte puisque le mâle dépose 3 ou 4 spermatophores à la surface de l'eau en demi-cercle autour d'une femelle réceptive, puis la pousse latéralement dessus (Scrliwa et Schaller 1963).

4. Chez le Symphypléone *Sminthurides aquaticus*, l'émission et la prise du spermatophore sont liés et dépendants de la présence des partenaires sexuels. Selon Mayer (1957), le spermatophore serait une simple gouttelette spermatique sans pédoncule ; cet auteur a ainsi complété la description du comportement reproducteur déjà partiellement décrit par Falkenhahn (1932) et Strebel (1932) qui n'avaient jamais vu le dépôt ni la transmission du spermatophore.

Le cas le plus évolué de transfert est représenté par la transmission directe d'une gouttelette spermatique, les orifices génitaux des deux partenaires étant pratiquement en contact. Ceci aurait été observé chez les Poduromorphes *Onychiurus tricampatus* et *O. furcifer* (Hale 1965) et le Symphypléone *Sphaeridia pumilis* (Hutasse-Jeannenot 1974, confirmé par Bretfeld 1976). Chez l'Isotomide *Archisotoma besselsi*, Willem (1925) a observé que le mâle glissait son abdomen en le tordant en bélice sous celui de la femelle, mais n'a jamais assisté à la phase finale, c'est-à-dire la jonction des orifices génitaux et à l'émission du sperme.

II. — LA REPRODUCTION CHEZ LES SYMPHYPLÉONES

Le comportement reproducteur des Symphypléones a été étudié depuis très longtemps mais, jusqu'à une date assez récente, aucun auteur n'avait observé les modalités de la transmission des spermatozoïdes. Citons simplement pour mémoire von Olfers (1862), Lubbock (1868), Tullberg (1872), Lie-Pettersen (1900), Falkenhahn (1932), Strebel (1932), ou encore Lemoine (1883) qui semble avoir décrit chez *Sminthurus fuscus* (Sminthuridae) les préliminaires de la parade d'un *Sminthurides* (Sminthuridae) et la transmission du sperme d'un *Deuterosminthurus* ou d'un *Heterosminthurus* (Bour-

Source : MNHN, Paris

letiellidae). Ce n'est qu'à partir de 1956 que Mayer commença à décrire plus complètement le comportement reproducteur de *Allacma fusca* et *Sminthurus viridis* (Sminthuridae), *Sminthurinus aureus* (Katiannidae), *Dicyrtoma fusca* et *Dicyrtomina minuta* (Dicyrtomidae) et *Sminthurides aquaticus* (Sminthurididae). Par la suite, Bretfeld (1969, 1970, 1973), Raynal (1973) et Betsch (1974) ont apporté des compléments à ce sujet chez les Bourletiellidae tandis que Betsch-Pinot (1976 et 1977) reprenait les observations de Mayer sur *Sminthurus viridis* et *Allacma gallica* chez lesquels elle définissait une parade nuptiale de type primitif.

A. — Dépôt et réception du spermatophore « au hasard ».

Chez de nombreux Symphypléones, les mâles et les femelles ne semblent pas présenter d'attraction mutuelle. Les mâles émettent çà et là des spermatopbores en l'absence de femelles tandis que ces dernières ne présenteraient pas, du moins au départ, un comportement intentionnel de prise du spermatophore. En fait, c'est la non observation de parade sexuelle qui a fait conclure à la transmission du sperme au hasard. Ce comportement reproducteur a été décrit chez *Allacma fusca* (ce qui est inexact ; voir plus loin), *Dicyrtoma fusca* et *Sminthurinus aureus* (Mayer 1957). De même, certains représentants de la famille des Bourletiellidae ont conservé — ou sont revenus à — ce mode de reproduction.

Ainsi, trois espèces du genre *Bourletiella* (*radula, pistillum* et *pruinosa*) peuvent, sous certaines conditions écologiques subléthales, ne pas voir se développer leurs caractères sexuels secondaires, soit dans une certaine proportion de la population (*B. radula*, Cassagnau 1963 et 1964 ; *B. pistillum*, Ellis 1975), soit chez tous les mâles et les femelles au stade adulte I (*B. pruinosa*, Ellis 1975), bien que leurs caractères sexuels primaires soient normalement développés. Alors que les individus normaux présentent une parade sexuelle spécialisée, ce phénomène provoque une modification profonde du comportement reproducteur : les mâles émettent des spermatopbores au hasard (Raynal 1973) tandis que les femelles ne présentent pas de comportement intentionnel de prise de ces spermatopbores (*B. pruinosa*, Klaver 1975) ou avalent la gouttelette spermatique (*B. radula*, Raynal 1973).

De même, chez trois genres malgaches, *Bourletiellitas*, *Anjavidiella* et *Vatomadiella*, appartenant incontestablement par leur morphologie à la famille des Bourletiellidae, aucune parade sexuelle n'a pu être mise en évidence (Betsch 1974). Les mâles déposent des spermatophores très longuement pédonculés (près d'un mm de hauteur) et les femelles ne montrent aucun comportement précis de prise de spermatophore. Un quatrième genre affine, *Parabourletiella*, caractérisé par un dimorphisme sexuel remarquable, n'a pas révélé l'existence d'une parade sexuelle mais la période trop courte d'observation ne permet pas de confirmer cette absence de parade ; chez *Paulianitas*, également concerné par un dimorphisme sexuel secondaire, aucune observation n'a été faite. On peut évidemment se demander si trois de ces cinq genres n'ont jamais acquis leurs caractères sexuels secondaires et de ce fait ne présentent pas un comportement de parade nuptiale. A cela, il existe plusieurs objections : le seul genre présentant des caractères sexuels très marqués chez le mâle a été récolté dans la région la plus aride de Madagascar, à l'époque la plus sèche et la plus froide de l'année ; les trois genres à dimorphisme sexuel peu marqué ont été observés dans leur biotope normal, dans la saison la plus favorable de l'année, celle des pluies qui est tempérée et humide en montagne ; enfin, les cinq genres présentent une plaque génitale de petite taille alors que les mâles de *Bourletiella* sans caractères sexuels secondaires conservent la grande plaque génitale caractéristique du genre. *Parabourletiella*, *Paulianitas*, *Bourletiellitas*, *Anjavidiella* et *Vatomadiella* forment bien une lignée originale morphologiquement homogène, à l'intérieur de la famille des Bourletiellidae ; leur comportement reproducteur archaïque justifie leur isolement dans la sous-famille des Parabourletiellinae (Betsch 1974).

B. — Dépôt et prise du spermatophore lors d'une parade sexuelle primitive.

Le comportement reproducteur de *Dicyrtomina minuta*, d'*Allacma gallica* et de *Sminthurus viridis* implique la présence simultanée des deux sexes pour assurer la fécondation. Les activités du

Source : MNHN, Paris

mâle peuvent être considérées comme des ébauches d'une parade nuptiale. Chez *Dicyrtomina minuta*, le mâle seul est actif (Mayer 1957) tandis que chez *Sminthurus viridis* et *Allacma gallica* (Betsch-Pinot 1976 et 1977), le comportement de parade nuptiale dépend d'un court enchaînement d'interactions entre le mâle et la femelle.

Chez *Dicyrtomina minuta*, le mâle qui rencontre une femelle mûre la touche avec ses antennes en état de frémissement constant. La femelle peut fuir ou rester sur place et laisser se poursuivre l'activité antennaire du mâle. Après quelque temps, la femelle réceptive peut se mouvoir « à pas comptés », suivie de près par le mâle ; la femelle, puis le mâle peuvent s'immobiliser, reprendre la marche, ... ainsi pendant plusieurs heures. A un moment donné, lors d'une immobilisation de la femelle, le mâle dépose d'abord un spermatophore devant la femelle, puis très rapidement une série de spermatophores (jusqu'à 10) qui peuvent parfois entourer la femelle. Cette dernière sera forcée de heurter ces spermatophores lors d'une prochaine tentative de locomotion (Mayer 1957). Cet auteur rapporte de plus que les premiers heurts contre des spermatophores provoquent un état motivationnel de réceptivité chez la femelle qui, avant de continuer à les heurter, effectue des examens tactiles des spermatophores avec ses antennes.

Chez *Sminthurus viridis* (Betsch-Pinot 1976 ; Fig. 42), un mâle, en présence d'une femelle qui reste immobile, tâte plusieurs fois son petit abdominal avec ses antennes et, pour que cette activité aboutisse à la fécondation, une courte série d'interactions mutuelles est nécessaire. Une femelle non réceptive sursaute puis s'éloigne tandis qu'une femelle réceptive sursaute mais reste sur place et redresse son petit abdominal. Le mâle dépose alors un spermatophore à côté de la femelle et s'éloigne. La femelle réceptive montre, à ce moment, un comportement précis de prise du spermatophore : elle vient poser son petit abdominal jusqu'à absorption complète de la gouttelette. Cette parade sexuelle dépendant de la réceptivité de la femelle n'intervient que rarement et avait donc échappé jusque là à l'attention des auteurs. De toute manière, la présence d'une femelle réceptive ou non déclenche d'une manière rigide le dépôt d'un spermatophore. En dehors des activités de parade nuptiale, les mâles peuvent déposer des spermatophores mais il n'a pas été observé si ces spermatophores sont pris par la femelle.

Chez *Allacma gallica* (Betsch-Pinot 1977 ; Fig. 41), la transmission du sperme a également lieu au cours d'une parade sexuelle primitive, mais avec une moindre économie de matière que chez *Sminthurus viridis* : le mâle dépose 5 spermatophores en ligne devant la femelle, généralement en trois reprises séparées par une promenade au cours de laquelle il contourne la femelle, puis il la pousse à proximité de la rangée de spermatophores ; il laisse alors la femelle et s'éloigne. La femelle réceptive va prélever un spermatophore au niveau de son orifice génital. Une disposition identique des spermatophores d'*Allacma fusca* a été observée sur les bois morts, ce qui laisse supposer un type de comportement analogue chez cette espèce.

Le terme de « parade sexuelle primitive » (Betsch-Pinot 1976) désigne une transmission du sperme où le dépôt et la prise du spermatophore ne sont liés que si la femelle est réceptive. Le comportement de dépôt du spermatophore par le mâle est rigide et est déclenché uniquement par la présence de la femelle. Le mécanisme de stimuli — réponse n'intervient donc qu'au début de la parade sexuelle primitive.

C. — Transmission du sperme au cours d'une parade sexuelle spécialisée.

La famille des Sminthurididae et de nombreux représentants de celle des Bourletiellidae présentent un comportement reproducteur qui implique non seulement la présence simultanée des deux sexes mais également une succession d'interactions de stimuli — réponse (Betsch-Pinot 1976). Une rupture de cette succession d'interactions provoque l'interruption du déroulement du comportement qui peut conduire à la séparation définitive des deux partenaires ou induire la reprise de la parade nuptiale à son début, contrairement au comportement reproducteur de *Sminthurus viridis* (Sminthuridae) où le mâle dépose un spermatophore quelle que soit la réponse de la femelle.

Source : MNHN, Paris

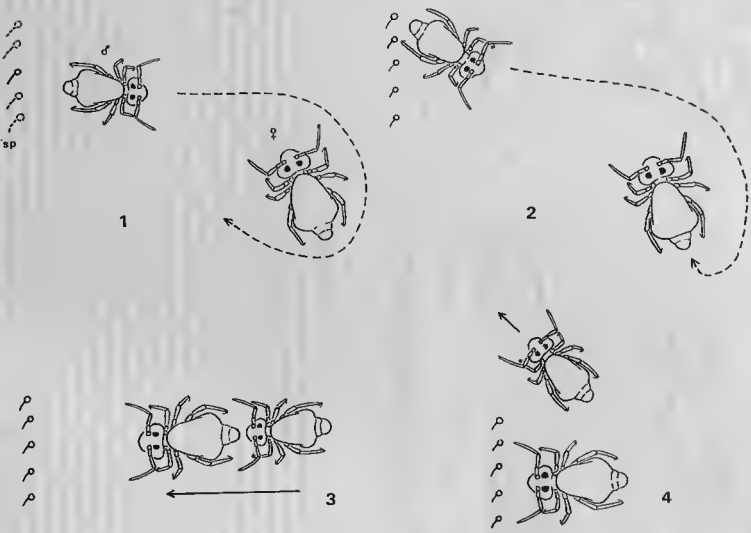

FIG. 41. — Parade sexuelle d'*Allacma gallica* (d'après BETSCH-PINOT 1977).

Source : MNHN, Paris

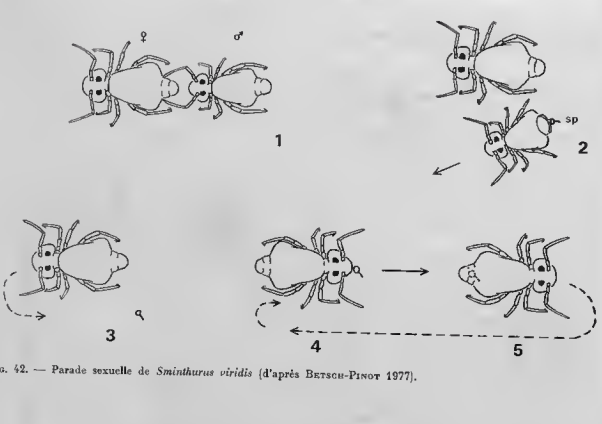

Fig. 42. — Parade sexuelle de *Sminthurus viridis* (d'après Betsch-Pinot 1977).

1. — *Sminthurididae.*

Cette famille est caractérisée par une modification de la morphologie antennaire chez le mâle. Cette modification joue un rôle déterminant lors du comportement de parade nuptiale et permet d'accrocher les antennes de la femelle. Ce dispositif d'accrochage rappelle le mécanisme des pattes ravisseuses bien connu chez d'autres hexapodes. Les observations sur les modalités du comportement reproducteur se limitent à *Sminthurides aquaticus* (Falkenhahn 1932, Strebel 1932, Mayer 1956 et 1957 et obs. pers.), *Sphaeridia pumilis* (Hutasse-Jeannenot 1974 et Bretfeld 1976), *Jeannenotia stachi* et une espèce malgache inédite du genre *Denisiella* (obs. pers.).

Lors de la rencontre entre les deux sexes, le mâle fait face à la femelle et accroche ses antennes. Une femelle non réceptive essaie d'échapper à cet accrochage par la fuite ou par de vigoureux fouettements d'antennes bien que le mâle essaie à tout prix de l'accrocher. Le violent refus d'une femelle non réceptive conduit le mâle à commettre dans sa précipitation des erreurs et c'est ainsi qu'on peut voir un accrochage par une seule antenne ou même par une patte. Les mécanismes de la reconnaissance du partenaire sexuel ne sont pas connus mais on peut observer que les mâles accrochent souvent des immatures, parfois en première intermue, ou même d'autres mâles adultes ; dans ces cas, le mâle ne persiste pas longtemps dans son erreur. Il semble aussi que les vieilles femelles repoussent systématiquement les mâles en les fouettant vigoureusement avec leurs antennes. Lorsque la femelle est mature et réceptive, elle se laisse facilement accrocher et entame une marche de concert avec le mâle qu'elle soulève souvent (Fig. 43, A et B). Ce phénomène a déjà été vu par Olfers (1862) bien que cet auteur n'ait pu en donner une explication satisfaisante. Lorsque la femelle s'arrête, le mâle reprend parfois contact avec le substrat et le couple peut alors se nourrir ou déposer des excréments. Cette séquence comportementale est très longue chez *Sminthurides aquaticus* et *Jeannenotia stachi* mais est très souvent pratiquement inexistante chez *Denisiella sp.* où il peut tout de même exister une marche de concert qui n'aboutit presque jamais au dépôt et à la prise du spermatophore (Mayer 1957 et obs. pers.).

Source : MNHN, Paris

Le comportement complet de dépôt et de prise du spermatophore n'a pu être observé chez *Jeannenotia stachi*, mais a été bien étudié chez *Sminthurides aquaticus* (Mayer 1957) et *Denisiella sp.* (obs. pers.).

Chez *Sminthurides aquaticus*, il existe deux possibilités pour aboutir à la transmission du sperme :

— après avoir repris contact avec le substrat, le mâle tire la femelle puis s'immobilise et touche plusieurs fois l'antenne et la tête de la femelle avec sa P_1. Il dépose ensuite une gouttelette spermatique sur le substrat et, en marche arrière, tire la femelle au-dessus de celle-ci. La femelle ne se laisse plus alors entraîner plus loin et absorbe la gouttelette spermatique (Mayer 1957).

— le mâle abandonne sa passivité et entraîne la femelle dans une danse de plusieurs minutes consistant en mouvements semi-circulaires alternativement à droite et à gauche ; puis il s'arrête, dépose une gouttelette spermatique et attire la femelle dessus, comme dans le premier cas, ou la fait tourner de 180° pour amener son orifice génital sur la gouttelette (Fig. 43, C).

Ces deux possibilités exigent du mâle, plus petit, de gros efforts pour déplacer la femelle. Cette dernière peut ne pas trouver la gouttelette spermatique ; le mâle peut aussi ne pas réussir à déplacer la femelle au bon endroit. Ceci amène parfois le couple à rester, antennes accrochées, pendant un très long temps au cours duquel plusieurs gouttelettes spermatiques sont déposées (Mayer 1957).

On peut ainsi définir quatre séquences comportementales chez *Sminthurides aquaticus* :

— le mâle, après s'être laissé porter, reprend la direction des opérations et commence l'acte de transmission du sperme par des mouvements définis ;

— le dépôt de la gouttelette spermatique ;

— le mâle conduit la femelle vers la gouttelette ;

— la prise du sperme par la femelle.

Chez *Denisiella sp.* (Fig. 44), il n'existe pas, en principe, de promenade, et sous la conduite active du mâle, le couple commence immédiatement à effectuer une danse consistant en mouvements circulaires alternativement à droite et à gauche. Cette danse est tellement vive et énergique qu'elle ressemble presque à un combat et peut durer environ 3 minutes. Le mâle s'immobilise et, presque aussitôt, dépose un spermatophore qui m'a paru courtement pédonculé. Il avance un peu, puis reste immobile et n'intervient plus par la suite ; la femelle dégage alors brusquement ses antennes, contourne le mâle ou même passe partiellement par-dessus son corps et va poser son orifice génital sur le spermatophore.

Chez *Denisiella sp.*, le mâle est donc immédiatement actif ; le comportement de dépôt est identique à celui de *Sminthurides aquaticus*, mais le mâle ne conduit pas la femelle sur le spermatophore.

Le mode de reproduction de *Sphaeridia pumilis* est, semble-t-il, très évolué puisque, selon Hutasse-Jeannenot (1974) et Bretfeld (1976), ce genre réalise la transmission directe du sperme. Selon le premier auteur, le mâle accroche les antennes de la femelle ; au moment de la transmission du sperme, le mâle porte son orifice génital contre celui de la femelle, leurs deux corps étant perpendiculaires ; selon Bretfeln, le mâle s'accroche par les pattes sous le corps de la femelle. Ces deux descriptions très succinctes ne sont malheureusement accompagnées d'aucune illustration.

2. — *Bourletiellidae.*

Contrairement aux Sminthurididae, il n'existe pas d'exemple d'une modification de la morphologie d'un organe dans la famille des Bourletiellidae. Chez le seul genre *Bourletides*, les proportions des articles antennaires II et III sont inversées et des appendices spécialisés sont insérés de part et d'autre de l'articulation d'Ant. II et d'Ant. III ; mais le comportement reproducteur y est inconnu. Certains organes spécialisés peuvent jouer un rôle déterminant lors du comportement de parade nuptiale et sont disposés au sommet de l'abdominal VI chez *Bourletiella* ou sur le sommet de la tête chez *Heterosminthurus* et *Bovicornia*. Les observations essentielles sur les modalités du comportement reproducteur concernent *Bourletiella viridescens*, *B. hortensis*, *B. radula* et *B. pistillum* (Bretfeld 1970, Raynal 1973 et obs. pers.), *Deuterosminthurus bicinctus*, *D. flavus* et *D. repandus*, *Heterosminthurus insignis*, *H. novemlineatus*, *H. claviger* et *H. bilineatus* (Bretfeln 1970, 1971, 1973) et *Bovicornia* cf. *greensladei* (Betsch 1974).

Lors de la rencontre des deux partenaires, le mâle tâte la femelle avec ses antennes ; parfois,

Source : MNHN, Paris

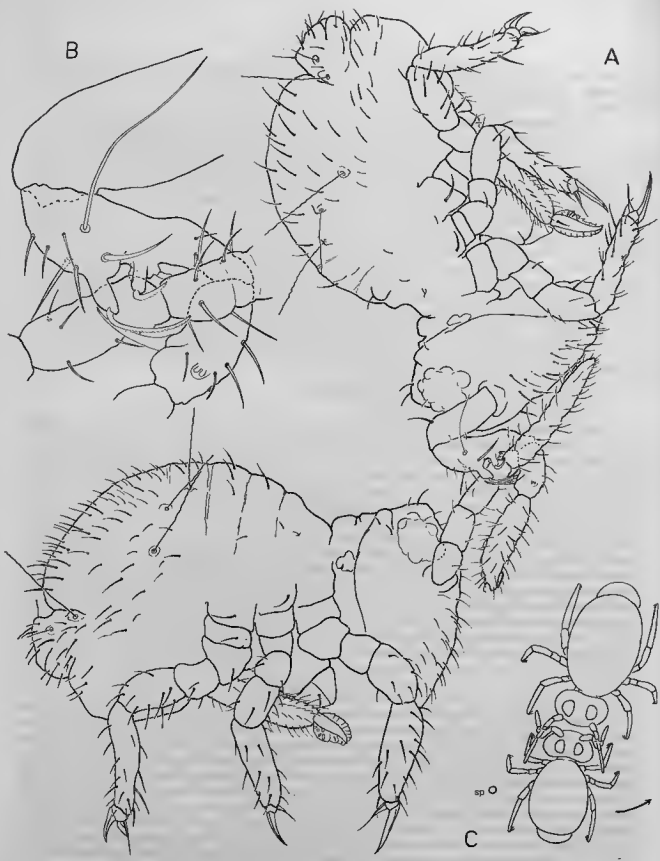

Fig. 43. — Parade sexuelle de *Sminthurides aquaticus*. — A et B, marche de concert, antennes accrochées (détail en B). — C, le mâle conduit la femelle vers le spermatophore.

Source : MNHN, Paris

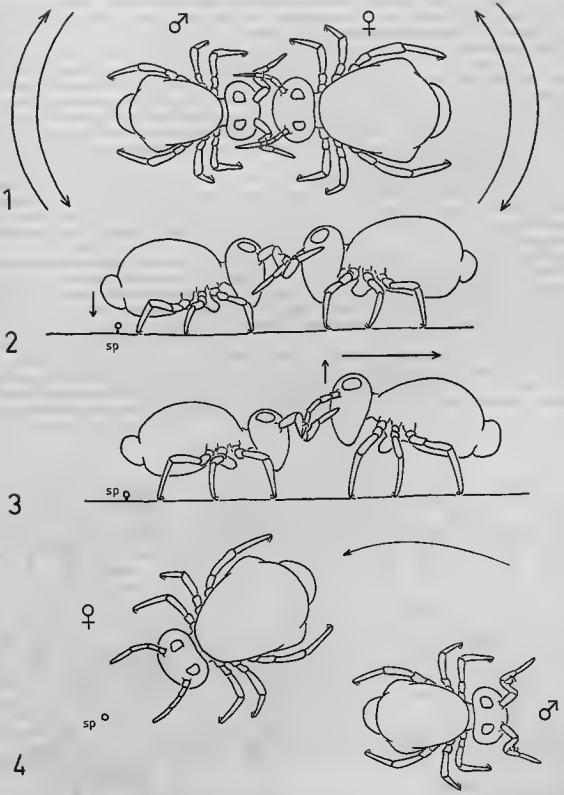

FIG. 44. — Parade sexuelle de *Denisiella sp.*, de Madagascar. 1, danse préliminaire ; 2, dépôt du spermatophore ; 3, la femelle dégage ses antennes ; 4, la femelle va seule prélever le spermatophore.

Source : MNHN, Paris

très excité, il présente une démarche vive et des vibrations antennaires rapides et constantes comme chez *Bovicornia*. Ce n'est que chez *Bourletiella* que les deux partenaires se tâtent réciproquement.

Pendant les préliminaires complexes de la parade nuptiale, la position relative des deux partenaires est caractéristique des genres : chez toutes les espèces observées jusqu'à présent dans le genre *Bourletiella*, le mâle vient se placer à reculons devant la femelle dont la tête se trouve ainsi derrière le petit abdominal du mâle ; chez *Heterosminthurus*, le mâle se place derrière la femelle, tête contre petit abdominal tandis que, chez *Deuterosminthurus* et *Bovicornia*, les mâles courent au-devant des femelles et leur font face. Bien que le comportement de parade nuptiale soit basé sur une succession d'interactions, le rôle des partenaires est inégal selon les genres ; ainsi la femelle joue principalement le rôle actif chez *Bourletiella* alors que chez *Deuterosminthurus*, *Heterosminthurus* et *Bovicornia*, le rôle actif revient principalement au mâle.

Chez *Bourletiella*, la femelle mordille pendant une minute environ les organes caractéristiques du sommet du petit abdominal du mâle ; pendant cette séquence, le couple peut effectuer une courte marche de concert au cours de laquelle la femelle tâte les flancs de l'abdomen du mâle avec ses antennes ou ses pattes antérieures (Bretfeld 1970 ; Raynal 1973). Cette séquence n'a pas lieu si la femelle n'est pas réceptive.

Chez *Deuterosminthurus* et *Bovicornia* (Fig. 45, 1), le mâle passe ses antennes par-dessus celles de la femelle et les agite rapidement, tout en repoussant la femelle. Si cette dernière n'est pas réceptive, elle prend la fuite. Une femelle réceptive reste sur place (*Deuterosminthurus*) ou repousse elle-même lentement le mâle (*Bovicornia*) ; dans ce cas, les deux partenaires se frottent énergiquement le front et se tâtent avec leurs antennes. Le mécanisme de l'excitation ne peut être entrevu, pour le moment, que chez le mâle de *Bovicornia* qui seul porte des soies spécialisées sur le front. Chez *Deuterosminthurus*, le frottement du front se poursuit pendant une longue marche où les deux partenaires avancent et reculent de concert ; peu avant la fin des préliminaires, le mâle se retourne plusieurs fois sans déposer de spermatophore, ce que Bretfeld (1970) a appelé « Leerumdrehen » (retournement à vide). Chez *Bovicornia*, pendant que la femelle repousse très lentement le mâle, le balancement des antennes de

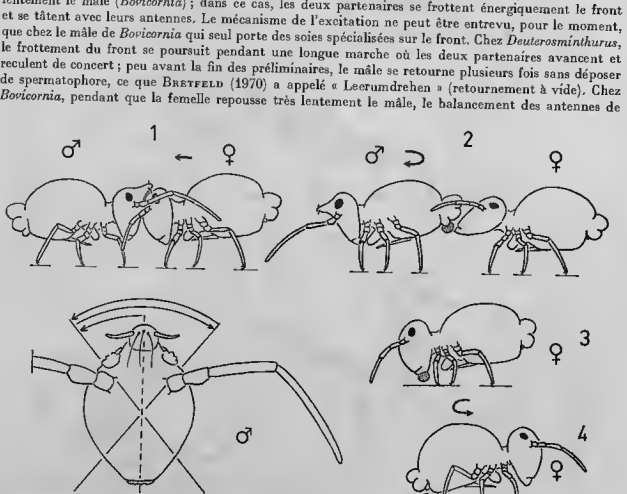

Fig. 45. — Parades sexuelles chez les Bourletiellidae. *Bovicornia* cf. *greensladei* (d'après Betsch 1974).

Source : MNHN, Paris

ce dernier s'accélère, bientôt entrecoupé de soubresauts de plus en plus fréquents, d'abord isolés, puis en séries (Betsch 1974). C'est au cours de cette séquence que, chez *Bovicornia*, un deuxième mâle peut vouloir prendre la place du premier mâle qui se retire parfois spontanément ; mais, plus généralement, un combat s'engage entre les deux mâles qui se repoussent du front, antennes mêlées, tandis que la femelle assiste au combat ou s'éloigne parfois.

Chez *Heterosminthurus*, le mâle se place derrière la femelle, mais immédiatement, les modalités diffèrent un peu selon deux groupes d'espèces. Chez *H. insignis* et *H. novemlineatus*, le mâle porte ses soies supralabrales contre les soies circumanales de la femelle puis, après un certain temps, contre son orifice génital. La femelle réceptive relève un peu son abdomen ; sinon, elle repousse le mâle avec ses pattes postérieures. Les préliminaires se terminent par une longue période où, chez *insignis*, le mâle frotte l'orifice génital de la femelle et où, chez *novemlineatus*, après quelques « Leerumdrehen », il contourne plusieurs fois la femelle en la tâtant avec les antennes. Chez *H. bilineatus* et *H. claviger*, le mâle introduit la tête et le thorax sous l'abdomen fortement relevé de la femelle et passe ses antennes par-dessus les bases des pattes qu'il enserre fortement. Il frotte alternativement le manubrium et l'orifice génital de la femelle avec ses épines frontales qu'il introduit dans l'orifice génital ; dans cette position, le couple peut se déplacer et effectuer des demi-tours. Progressivement, le mâle relâche l'étreinte des antennes, puis écarte complètement les antennes. Si la femelle bouge alors, les préliminaires doivent reprendre à leur début. Dans la dernière phase, le frottement de l'orifice génital de la femelle alterne avec des périodes de plus en plus longues de soubresauts de l'antenne chez le mâle de *H. claviger* ou d'aller-retour rapides de l'antenne chez *H. bilineatus*. Le mâle termine les préliminaires par une longue période de vibration de l'antenne chez *H. claviger* et par un frottement énergique de l'orifice génital de la femelle chez *H. bilineatus*.

Le dépôt du spermatophore est annoncé par des mouvements caractéristiques du mâle. Chez *Bourletiella*, des contractions rythmiques du grand abdominal précèdent l'émission du spermatophore (obs. pers.) tandis que chez *Deuterosminthurus*, *Heterosminthurus* et *Bovicornia*, le mâle qui se trouve tête contre tête ou se place dans cette position devant la femelle à la fin des préliminaires se retourne avant d'émettre un spermatophore. Chez *Bourletiella*, *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus*, le spermatophore est pédonculé alors que chez *Bovicornia*, le mâle émet une gouttelette spermatique. Après l'émission du spermatophore, le comportement du mâle diffère beaucoup selon les genres : chez *Bourletiella*, le mâle poursuit sa route sans s'occuper du spermatophore et ne montre aucun comportement susceptible d'amener la femelle à la prise du spermatophore (Bretfeld 1970) ; chez *Bovicornia*, surtout s'il se trouve sur un substrat absorbant, le mâle se dresse sur ses pattes postérieures et présente la gouttelette spermatique devant la tête de la femelle mais peut parfois la déposer sur le substrat s'il n'est pas absorbant (Betsch 1974 ; Fig. 45, 2) ; enfin, chez *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus*, le mâle se retourne pour faire face à la femelle et établit un contact plus ou moins étroit avec le spermatophore par une antenne et parfois aussi par une patte antérieure (Bretfeld 1970).

La séquence de prise du spermatophore par la femelle est sensiblement identique chez *Bourletiella*, *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus* : la femelle avale une partie de la gouttelette spermatique puis avance et fait éclater la gouttelette qui est au moins partiellement absorbée au niveau de l'orifice génital. Mais elle diffère tout de même fondamentalement par le rôle du mâle : ce dernier est absent chez *Bourletiella* alors qu'il est présent chez *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus* où le couple se déplace de concert ce qui amène la femelle au-dessus du spermatophore (Bretfeld 1970). Chez *Bovicornia*, la femelle avale la gouttelette spermatique soit au niveau de l'orifice génital du mâle, soit sur le substrat non absorbant ; elle conserve le sperme quelques secondes dans sa bouche, le temps de se placer sur un substrat non absorbant sur lequel elle le régurgite ; puis elle s'avance et pose son orifice génital sur la gouttelette qui est ainsi absorbée (Betsch 1974 ; Fig. 45, 3 et 4).

Selon Bretfeld (1970) et Raynal (1973), les mâles de *Bourletiella viridescens* et *B. hortensis* peuvent déposer des spermatophores en dehors de toute parade sexuelle.

Source : MNHN, Paris

III. — DISCUSSION

Les Collemboles, comme presque tous les animaux terrestres, et en particulier les éléments de la microfaune du sol, présentent une fécondation interne qui leur permet lors d'une phase délicate du cycle vital, de s'affranchir au moins partiellement des conditions climatiques du milieu aérien sujet à des variations de plus en plus importantes de son taux d'humidité au fur et à mesure que l'on quitte les interstices du sol et que l'on s'élève au-dessus de sa surface. Très peu de groupes ont conservé, au cours de l'évolution, la fécondation externe ; ils sont d'ailleurs inféodés à des milieux très humides comme le Symphyle *Scutigerella silvatica* dont la femelle avale le spermatophore et enduit les œufs après la ponte avec les spermatozoïdes qu'elle a conservés dans ses poches gnathales (Juberthie-Jupeau 1959).

La fécondation interne est la règle chez les autres Arthropodes du sol et de ses annexes (litière, mousses et lichens au sol ou sur troncs, sols suspendus), mais le transfert des spermatozoïdes peut être indirect, par l'intermédiaire d'un spermatophore, ou direct, entre les deux orifices génitaux en contact. Ces termes de « transfert indirect » et de « transfert direct » du sperme (Schaller 1954) paraissent préférables respectivement à ceux de « fécondation externe-interne » et de « fécondation interne » (Ghilarov 1958) puisque, dans les deux cas, la fécondation *s. str.* est interne ; c'est le dépôt du sperme qui se fait à l'extérieur ou à l'intérieur des voies génitales de la femelle.

Le dépôt d'un spermatophore est un phénomène très courant parmi les Arthropodes, chez les Aptérygotes et les Collemboles en particulier. Dans la majorité des cas, le spermatophore est composé d'une gouttelette spermatique maintenue à une certaine distance du substrat pour éviter que ce dernier n'absorbe les spermatozoïdes. Chez les Collemboles, la gouttelette spermatique est fixée généralement au sommet d'un pédoncule ; il n'existe pas de dispositif particulier comme le dépôt sur des fils préalablement excrétés comme chez certains Myriapodes (Schömann 1954, Laviale 1964, Klingel 1957 et 1959) et certains Thysanoures (Sturm 1952 et 1955). Dans quelques cas, la masse spermatique peut être déposée directement sur le substrat.

La conquête du milieu aérien par les Arthropodes a été favorisée par deux phénomènes qui ont pu intervenir séparément, mais aussi se superposer :

1. La masse spermatique a pu s'entourer d'une forte enveloppe, parfois incomplète, qui la protège de la dessiccation comme chez de nombreux Arachnides (Angermann 1955, Sturm 1958, Weygoldt 1966 et 1969). Chez les Aptérygotes, et les Collemboles en particulier, un tel dispositif n'existe pas et seule une membrane de condensation entoure les spermatozoïdes.

2. La transmission du sperme, très hasardeuse à l'origine, a de plus en plus tendance à avoir lieu au cours d'une parade sexuelle. Cette évolution permet de raccourcir énormément l'intervalle de temps qui sépare le dépôt et la prise du spermatophore et de limiter le nombre de spermatophores déposés. On peut préciser les étapes actuellement connues de cette évolution :

— à l'origine, le dépôt du spermatophore a lieu en l'absence de la femelle chez l'immense majorité des Collemboles (Schaller 1952, Mayer 1957), les Campodés (Schaller 1954), les Symphyles (Juberthie-Jupeau 1959), les familles les plus primitives parmi les Pseudoscorpions (Kew 1930, Weygoldt 1966) et les Oribates (Pauly 1952) ; le mâle dépose de nombreux spermatophores et les remplace lorsqu'ils sont âgés de plusieurs heures ; une femelle réceptive effectue la prise du spermatophore en l'absence du mâle ;

— chez les Collemboles, il n'existe pas de mécanisme guidant les femelles vers les spermatophores comme chez le Pénicillate *Polyxenus lagurus* (Schömann 1954) ;

— une parade nuptiale de type primitif (Betsch-Pinot 1976) où le mâle dépose plusieurs spermatophores ou même un seul en présence d'une femelle, qu'elle soit réceptive ou non ; seule la femelle réceptive le prend alors. Chez les Collemboles Symphypléones, c'est le cas de *Dicyrtomina minuta* (dépôt de plusieurs spermatophores ; Mayer 1957), *Allacma gallica* (plusieurs spermatophores ; Betsch-Pinot 1977) et *Sminthurus viridis* (dépôt d'un seul spermatophore ; Betsch-Pinot 1976) ; on peut

Source : MNHN, Paris

considérer la parade nuptiale du Collembole Poduromorphe *Podura aquatica* comme très primitive puisque le mâle est seul actif (unilateral display ; Huxley 1938) et pousse la femelle sur les spermatophores qu'il a déposés en arc de cercle à côté d'elle (Schliwa et Schaller 1963), de même que celle du Pseudoscorpion *Serianus carolinensis* (Weygoldt 1966) ;

— une parade nuptiale spécialisée (Betsch-Pinot 1976) où le transfert indirect du sperme a lieu à la fin d'une succession d'interactions de stimuli-réponses ; le spermatophore n'est donc déposé par le mâle que si la femelle est réceptive. Les modalités sont extraordinairement variées chez certains Chilopodes (Klingel 1957, 1959), Thysanoures (Sturm 1952, 1955), chez les Scorpions (Alexander 1955, Angermann 1955), Pseudoscorpions (Kew 1912, Vachon 1938, Weygoldt 1966, 1967, 1970), Amblypyges (Alexander 1962, Klingel 1963) et Uropyges (Sturm 1958, Klingel 1963).

Chez les Collemboles Symphypléones, les deux familles des Sminthurididae et des Bourletiellidae, à l'exception de la lignée primitive des Parabourletiellinae et des *Bourletiella* phénotypiquement neutralisés, sont caractérisées par une parade nuptiale spécialisée. Encore faut-il distinguer ici un contact très étroit des deux partenaires par accrochage des antennes chez les Sminthurididae et un contact relativement lâche chez les Bourletiellinae s. str. Ceci n'est pas sans rappeler une observation de Weygoldt (1966) : chez les Pseudoscorpions, on assiste à une évolution de la transmission du sperme assez semblable à celle présentée par les Collemboles, allant du dépôt du spermatophore en l'absence de la femelle jusqu'à la parade nuptiale ; l'auteur observait que les formes de parade nuptiale les plus spécialisées ne sont pas celles où les mâles assaillent les femelles et effectuent une danse en maintenant un contact très étroit par les pinces, mais celles rencontrées dans la famille des Cheliferidae où le mâle déroulement de la parade nuptiale exige un « échange d'informations » (Weygoldt 1966) qui établit un lien beaucoup plus solide entre les deux partenaires que chez les autres espèces. Cette observation peut également être faite à propos des Collemboles Symphypléones : chez les Sminthurididae, les deux partenaires sont accrochés par leurs antennes, et on peut se demander, chez *Sminthurides aquaticus* par exemple, si la femelle est toujours réceptive car le mâle semble vraiment lutter pour amener la femelle sur le spermatophore que, même alors, elle ne prend pas parfois (Mayer 1957) ; ce n'est que chez *Denisiella* que la femelle se dégage des antennes du mâle après le dépôt du spermatophore et va seule prendre le sperme ; chez les Bourletiellinae, les contacts physiques sont beaucoup plus lâches et on est assuré que la femelle est effectivement réceptive au moment où le mâle dépose son spermatophore (Bretfeld 1970, Raynal 1973, Betsch 1974).

Mais, chez pratiquement aucun Collembole, comme d'ailleurs chez aucun autre Aptérygote, le spermatophore n'a acquis une symétrie bilatérale ; même dans les parades nuptiales les plus évoluées, le spermatophore conserve un axe de symétrie et la femelle peut donc l'aborder de tous les côtés, contrairement à ce qui se passe chez les Pseudoscorpions, même à parade primitive (Weygoldt, 1966).

La comparaison entre les Collemboles et les Pseudoscorpions est également intéressante par le fait que ces deux groupes présentent à la fois un comportement sexuel très diversifié et un spectre d'adaptations écologiques très large, contrairement à beaucoup d'autres groupes d'Arthropodes qui sont beaucoup plus homogènes à ces points de vue. La conquête des milieux épigés ouverts y est parallèle à l'acquisition de parades sexuelles de plus en plus évoluées ;

— chez les Collemboles, le transfert du spermatophore dans les voies génitales femelles à l'aide d'une partie du corps du mâle autre que l'orifice génital au cours d'une parade sexuelle spécialisée, comme chez les Diplopodes *Sphaerotherium* et *Glomeris* (Haacker 1968 et 1969), l'Uropyge *Mastigoproctus giganteus* (Weygoldt 1970) et les Aranéides, n'existe pas à ma connaissance ;

— le transfert direct du sperme entre les deux orifices génitaux en contact des deux partenaires aurait été observé chez quatre Collemboles, *Archisotoma besselsi* avec les restrictions déjà indiquées, *Onychiurus tricampatus*, *O. furcifer* et *Sphaeridia pumilis* (Willem 1925, Hale 1965, Hutasse-Jeannenot 1974 confirmé par Bretfeld 1976) ;

— la copulation véritable, connue chez les Opilions (Graaf 1882, Juberthie 1964) et la plupart des Insectes Ptérygotes, n'apparaît pas chez les Aptérygotes.

Le parallèle entre la conquête d'un milieu aérien ouvert et l'acquisition d'une parade nuptiale primitive ou spécialisée, supporte une exception de taille chez les Collemboles Symphypléones : *Bour-*

Source : MNHN, Paris

letiella radula, dans certaines conditions climatiques très défavorables, en particulier une sécheresse marquée du substrat, voit une proportion variable d'individus, principalement les mâles, ne pas acquérir des caractères sexuels secondaires (Cassagnau 1963) et, parallèlement, la parade nuptiale caractéristique du genre faire place à une transmission du sperme au hasard (Raynal 1973) ; chez *Bourletiella pruinosa*, les caractères sexuels secondaires sont inhibés en permanence chez le mâle (Ellis 1975) et le dépôt et la réception du spermatophore se feraient également au hasard (Klaver 1975). En fait, deux points restent à préciser pour se prononcer sur ce cas : l'influence de la sécheresse n'est pas seule en cause et le fait de ne plus observer de parade sexuelle spécialisée ne prouve pas qu'il n'y ait pas de parade du tout ; l'observation d'une parade sexuelle primitive à chaque intermue de la femelle chez *Sminthurus viridis* et *Allacma gallica* (Betsch-Pinot 1976 et 1977) devrait inciter à la prudence devant tout cas de dépôt et réception du spermatophore « au hasard ».

Par contre, l'exemple de *Bourletiella radula* et *B. pruinosa* montre que s' « il n'y a aucun lien direct entre l'état de la gonade et les caractères sexuels secondaires de type chétotaxique » (Cassagnau 1964), l'absence de ces caractères sexuels secondaires a une influence considérable sur les modalités de la reproduction.

La parade nuptiale primitive observée chez *Dicyrtomina minuta* (Mayer 1957), *Podura aquatica* (Schliwa et Schaller 1963), *Sminthurus viridis* (Betsch-Pinot 1976) et *Allacma gallica* (Betsch-Pinot 1977) montre aussi qu'une parade nuptiale n'est pas l'apanage des seules espèces à dimorphisme sexuel secondaire remarquable. Par contre, un dimorphisme sexuel secondaire important semble lié à une parade nuptiale spécialisée.

Source : MNHN, Paris

Quatrième Partie

SYSTÉMATIQUE

De nombreux systèmes de classification des Symphypléones ont été proposés : Börner 1913, Stach 1956 et 1957, Gisin 1960 pour la faune européenne seulement, Delamare Deboutteville 1961 à l'échelon familial uniquement, Salmon 1964 et Richards 1968.

La proposition de division des Symphypléones en Neelidae, Sminthuridae et Dicyrtomidae par Stach introduisait, à côté de deux groupes homogènes, une famille hétérogène, les Sminthuridae. Gisin ne retenait que les grands genres alors que Bretfeld démontrait que les genres classiques de Bourletiellidae correspondaient à des unités non seulement morphologiques, mais aussi éthologiques. Le système de Salmon, fondé sur une connaissance bibliographique des taxons étrangers à la Nouvelle-Zélande et à l'Australie, est entaché de nombreuses erreurs. Enfin, le travail de Richards représente vraiment l'analyse la plus objective et la plus rationnelle du groupe des Symphypléones : en effet, aucun chercheur n'avait envisagé autant de caractères ni analysé systématiquement les variations de ceux-ci au cours du cycle vital ; malheureusement, la connaissance presque uniquement bibliographique des espèces autres que nord-américaines a fait commettre à cet auteur quelques erreurs.

Le but du présent travail est de proposer une classification par unités homogènes au niveau de la famille et de réviser le groupe au niveau du genre, avec des remarques sur les groupes d'espèces comme chez *Arrhopalites* et *Sminthurinus*, ce qui était également la conception de Richards (1968).

I. — HIÉRARCHIE DES CARACTÈRES

L'analyse morphologique a montré qu'il n'est pas possible d'utiliser un ou plusieurs caractères de manière continue dans le groupe des Symphypléones, alors que, dans d'autres groupes de Collemboles, la chétotaxie dorsale par exemple est une base valable.

1. — *Caractères retenus au niveau de la famille.*

Deux organes pourraient servir de référence car leurs caractéristiques rendent bien compte de l'évolution du groupe : les filaments du tube ventral et le rétinacle. Mais, pour ces deux organes, il faut rappeler que le premier stade présente des caractéristiques différentes de tous les autres stades.

Les filaments du tube ventral étant souvent rétractés, leurs caractères sont difficiles à utiliser. Dans la clé des familles proposée, ils ne seront mentionnés qu'au niveau de la séparation Arrhopalitidae-Katiannidae d'une part et genres-charnière à rétinacle quadridenté en phases juvénile II et adulte d'autre part ; au cas où les filaments ne seraient pas évaginés, il y aurait le risque de classer un genre-charnière dans les Katiannidae ; cette erreur n'est pas grave étant donné que les genres-charnière sont à la limite des Katiannidae dont je les sépare dans ce travail parce que je les considère personnellement comme très importants sur le plan phylétique. Mais certains collègues trouveront que cette séparation n'est pas utile sur le plan pratique.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne le rétinacle qui est un organe très intéressant sur le plan phylétique, ses variations faibles limitent son utilisation à la séparation des Symphypléones en deux grands groupes ; encore existe-t-il quelques exceptions déjà mentionnées précédemment : *Gibberathrix tsugarensis* est le seul Dicyrtomide à rétinacle tridenté alors que, chez les Bourletiellidae, *Pseudobourletiella*, *Rastriopes* et *Bourletides* présentent un rétinacle quadridenté.

Les caractères sexuels secondaires ont été éliminés, dans toute la mesure du possible, comme caractère isolé dans les clés, ceci pour permettre la détermination à tous les stades du cycle vital ; mais il n'a pas été possible d'associer le caractère « appendice anal » à un caractère général pour la séparation des deux genres-charnière *Vesicephalus* et *Papirinus* d'avec l'ensemble Sminthuridae-Bourletiellidae.

Interviennent au second plan la morphologie de l'antenne, la présence et le nombre d'ergots capités, la réduction du nombre d'ocelles et la présence d'organes spéciaux comme les appendices nucaux.

2. — *Caractères retenus au niveau du genre.*

Pour la détermination des genres, chaque famille nécessite l'utilisation de caractères propres, ce qui accentue encore l'aspect buissonnant de l'arbre phylétique du groupe.

Dans les différentes familles, les caractères retenus sont les suivants :

— Sminthurididae : la morphologie de l'antenne des deux sexes, l'organe tibiotarsal, les crêtes mucronales des deux sexes et les caractères sexuels secondaires autres que ceux de l'antenne ;

— Arrhopalitidae : le nombre d'ocelles, l'emplacement et la forme des trichobothries et la chétotaxie dentale ;

— Katiannidae : la subsegmentation de l'Ant. IV, la morphologie du grand abdominal, la chétotaxie de la tête, du grand et du petit abdominal, l'emplacement et le mode d'insertion de la trichobothrie D et la morphologie des pièces buccales ;

— Dicyrtomidae : la présence des trichobothries D et A, la chétotaxie des tibiotarses de P_3, la morphologie de l'ongle, la chétotaxie de la tête, du grand abdominal et du segment anal et les caractères du rétinacle chez l'adulte ;

— Sminthuridae : les chétotaxies abdominale et dentale antérieure, la subsegmentation de l'Ant. IV, la chétotaxie du trochanter métathoracique, certaines structures comme les appendices mésothoraciques, la soie postantennaire et les glandes dorsales ;

— Bourletiellidae : la chétotaxie des tibiotarses, la morphologie de l'empodium et des pièces buccales et les caractères sexuels secondaires.

II. — PROBLÈMES EN SUSPENS

1. — *Spinothecidae.*

Cette famille, composée d'un seul genre, *Spinotheca*, est difficile à classer actuellement. La forme générale et la segmentation sont voisines de celles des femelles de Sminthuridae, mais les filaments du tube ventral n'ont pas encore été observés ; vraisemblablement, ils existent et sont lisses.

De plus, le genre est caractérisé par une paire d'appendices nucaux qui n'existent dans aucune autre famille. Il n'est donc pas possible d'établir de relation entre les Spinothecidae et une autre famille de Symphypléones.

Provisoirement, la famille des Spinothecidae sera placée au voisinage des Sminthuridae ainsi que l'avait suggéré Delamare Deboutteville (1961).

2. — *Genres-charnière.*

La sous-famille des *Vesicephalinae* créée par Richards *in* Delamare et Massoud, 1964, est

Source : MNHN, Paris

très proche des Katiannidae ; Richards, qui se basait essentiellement sur l'organe trochantéral et le rétinacle tridenté chez l'adulte, la plaçait dans l'ensemble Sminthuridae-Bourletiellidae. Or, plusieurs caractères très importants, propres également aux Katiannidae, sont à remarquer :

— les filaments exsertiles du tube ventral sont lisses chez l'adulte ;
— l'appendice anal est dirigé vers l'orifice génital ;
— il existe de nombreux (3 à 9) ergots du type Katiannidae.

Vesicephalus constitue un terme de passage vers les Symphypléones supérieurs (Sminthuridae — Bourletiellidae). Mais *Papirinus*, *Katiannina macgillivrayi*, *Millsurus sminthurinus* et *Rusekianna mongolica* constituent eux aussi des termes de passage. Avec *Vesicephalus*, je les considère comme des formes intermédiaires entre les Katiannidae d'une part et l'ensemble des Sminthuridae — Bourletiellidae d'autre part. Il ne me semble ni utile ni raisonnable d'ériger, pour chacun d'eux, une sous-famille nouvelle ; et il n'est pas non plus possible de les considérer tous comme des représentants de la sous-famille des Vesicephalinae, étant donné leur hétérogénéité.

Comme terme de passage, le genre *Papirinus* présente certains caractères comme les rapports antennaires, la chétotaxie dorsale, l'armement en trichobothries, qui le relient, par l'intermédiaire de *Neosminthurus*, aux genres affines *Lipothrix*, *Afrosminthurus*, *Sphyrotheca*, à l'intérieur des Sminthuridae.

III. — CLÉ DE DÉTERMINATION DES FAMILLES

a. Rétinacle quadridenté en phases juvénile II et adulte.

a 1. Deux paires de trichobothries sur Abd. V ; pas d'appendice anal chez la femelle ; antennes du mâle modifiées en organe d'accrochage..... *Sminthurididae* Börner, 1906.

a 2. Au maximum, une paire de trichobothries sur Abd. V ; une paire d'appendices anaux chez la femelle ; antennes du mâle non modifiées en organe d'accrochage ;

a 21. Appendice anal dirigé vers l'orifice génital ; Ant. IV plus long qu'Ant. III et coudure de l'antenne entre Ant. III et Ant. IV.

a 211. Une paire d'appendices nucaux..... *Spinothecidae* Delamare, 1961.

a 212. Pas d'appendice nucal ;

a 2121. Filaments du tube ventral lisses ;

a 21211. Nombre d'ocelles réduit ; pas d'ergot capité ; épines et papille dentales chez l'adulte..... *Arrhopalitidae* Stach, 1956.

a 21212. Nombre d'ocelles = 8 ; des ergots capités fins et dressés ; ni épine, ni papille dentale chez l'adulte..... *Katiannidae* Börner, 1913 *sensu* Stach, 1956.

a 2122. Filaments du tube ventral plus ou moins densément tuberculés..... *genres-charnière.*

a 22. Appendice anal dirigé vers l'orifice anal ; Ant. IV nettement plus court qu'Ant. III et coudure de l'antenne entre Ant. II et Ant. III.... *Dicyrtomidae* Börner, 1906.

b. Rétinacle en principe tridenté en phases juvénile II et adulte.

b 1. Appendice anal dirigé vers l'orifice génital..... *genres-charnière* (*Vesicephalus* et *Papirinus*).

b 2. Appendice anal dirigé vers l'orifice anal ;

b 21. Une paire de trichobothries au maximum sur Abd. V ; deux soies prétarsales ; très rarement des ergots capités, dressés..... *Sminthuridae* Börner, 1913.

Source : MNHN, Paris

b 22. Deux paires de trichobothries sur Abd. V ; une seule soie prétarsale, antérieure ; de 2 à 4 forts ergots capités appliqués le long de la griffe. *Bourletiellidae* Börner, 1913.

Les définitions données par Richards (1968) pour les sous-familles ou tribus correspondant aux familles de la présente clé sont en général excellentes et seront reprises ici presque dans leur totalité.

A. — Famille des Sminthuridae.

Il est inutile de rappeler l'historique de l'étude de cette famille, en particulier en ce qui concerne les genres *Denisiella* (Folsom et Mills 1938), *Stenacidia* et *Jeannenotia* (Betsch et Massoud 1970), *Sminthuridia* et *Yosiides* (Massoud et Betsch 1972) où chaque élément des articles II et III de l'antenne du mâle a été illustré et où la valeur des autres caractères a été discutée ; l'organe tibiotarsal, entre autres, est considéré comme ayant une utilité pratique incontestable (présence-absence) mais ne donne aucun renseignement sur le plan évolutif.

Les genres présentant une antenne relativement peu modifiée chez le mâle montrent, par ailleurs, des caractères discordants ; entre autres, pour *Sminthuridia sphaeridioides*, Murphy (1960) n'indique pas de papille dentale et ne parle pas de la chétotaxie du trochanter métathoracique. De ce fait, il est impossible de contrôler les caractères retenus par Richards (1968) pour la tribu des Sphaeridiini dans le deuxième genre à antenne peu modifiée chez le mâle : la validité des deux tribus envisagée par cet auteur au sein des Sminthuridae ne sera pas discutée ici.

La redescription de *Stenacidia hystrix* par Dallai (1973) a revalorisé le genre *Stenacidia* qui avait été conservé pour y placer, avec doute, les femelles de *St. violacea* Reuter, 1881, la femelle signalée de l'Inde par Denis (1936), le mâle décrit par Jeannenot en 1959 et peut-être certaines espèces himalayennes décrites par Yosii, en 1966. En effet, le mucron du mâle et de la femelle correspondent bien à la diagnose générique donnée par Börner (1906) : les crêtes sont étroites et seule l'une d'entre elles, l'interne, est dentée ; de plus, l'organisation de l'antenne du mâle diffère de tous les types connus chez les autres genres de Sminthuridae. Il n'existe pas de dimorphisme sexuel d'ordre structural entre les deux sexes, en dehors des caractères sexuels usuels dans la famille ; *Stenacidia* se place donc, dans le schéma des niveaux évolutifs des antennes des Sminthuridae mâles (Massoud et Betsch 1972) à côté de *Sminthurides*. Mais *Stenacidia picta* Yosii, 1966 présente un type d'organisation de l'antenne du mâle qui correspond à celui de *Sminthurides s. str.* ; les lamelles mucronales sont assez étroites, mais ceci est le cas chez plusieurs espèces de *Sminthurides*.

Un problème reste en suspens : *Sminthurides stagnalis* Womersley, 1932 présente certaines analogies avec *Pygicornides* Betsch, 1969 ; mais, les deux types d'organisation de l'antenne du mâle ne concordent pas, l'Ant. IV est simple chez *Sm. stagnalis* et les deux protubérances sur le segment anogénital sont de nature totalement différente d'après la figure originale. Il est très probable que *Sm. stagnalis* constitue un genre nouveau mais il est hasardeux de le créer sur la seule base de la description de Womersley. L'observation d'une préparation de Womersley marquée d'un côté « ♂ », de l'autre côté « cotype ♀ » n'a révélé qu'une femelle et un jeune individu ; les protubérances du mâle n'ont donc pu être contrôlées ; le mucron est à 4 lamelles, comme chez *Pygicornides*.

Il est utile de rappeler, après Lawrence (1963), Betsch et Massoud (1970), Massoun et Betsch (1972) et Fjellberg (1974), que *Spinosellina* Palissa, 1964 doit être définitivement supprimé de la liste des genres de Sminthuridae : il s'agit exclusivement du premier stade des genres *Sminthurides*, *Jeannenotia*, *Denisiella*. La présence de deux épines dentales antérieures paraît probable au premier stade des autres genres de Sminthuridae à antennes très modifiées chez le mâle. Chez *Sphaeridia*, je n'ai pu observer de telles épines au premier stade ; pour les genres *Sminthuridia* et *Yosiides*, il faut attendre un nouveau matériel.

La description du mâle, de son antenne en particulier, est indispensable à l'attribution générique et spécifique des Sminthuridae.

Source : MNHN, Paris

Définition des Sminthuridídae.

Symphypléones présentant les caractères suivants : grand abdominal composé de Th. I à Abd. IV ; filaments exsertiles du tube ventral courts et lisses ; rétinacle portant une paire de tubercules basaux et trois dents par bras pendant tout le cycle vital ; Abd. V et VI fusionnés ; deux paires de tricbobothries sur Abd. V ; pas d'appendice anal chez la femelle ; trochanter métathoracique portant deux ou quatre soies, sans épine trochantérale ; pas d'ergots capités sur les tibiotarses ; des antennes modifiées en organe d'accrochage chez les mâles ; six ou huit ocelles par côté.

La clé de détermination des Sminthuridídae de Betsch et Massoun (1970) est complétée de la manière suivante (Fig. 46)

a. Organe tibiotarsal de P_3 présent.

a 1. Mucron à lamelles plus ou moins larges et ondulées (tout au moins une des lamelles).

a 11. Mucron à 4 lamelles mucronales dont une n'atteignant pas l'apex ; b_6 et c_1 en forme de lamelle..... *Pygicornides* Betsch, 1969
(deux appendices fortement chitinisés sur la face dorsale du petit abdominal du mâle ; Ant. IV subsegmenté dans les deux sexes).

a 12. Mucron à 3 lamelles.

a 121. Antennes du mâle peu modifiées ; seuls b_1 et c_3 sont développés..... *Sminthuridia* Massoud et Betsch, 1972.
(Ant. IV subsegmenté dans les deux sexes).

a 122. Antennes du mâle moyennement à fortement modifiées ; b_1, c_3 et d'autres éléments sont développés sur Ant. II et Ant. III.

a 1221. Antennes du mâle moyennement modifiées ; b_1 et c_3 bien développés, b_2 à b_6 et c_1 peu développés..... *Yosiides* Massoud et Betsch, 1972.
(Ant. IV subsegmenté dans les deux sexes).

a 1222. Antennes du mâle très modifiées ; tous les éléments de l'Ant. II et Ant. III bien développés, mais aucun n'est transformé en lamelle ; sur Ant. II, soit $Tra_1 + B_1$, soit $Tra_1 + Tra_2$..... *Sminthurides* Börner, 1900.
(= *Spinosellina* Palissa, 1964) (Ant. IV simple ou subsegmenté chez la femelle, toujours simple chez le mâle).

a 2. Mucron à lamelles étroites dont au moins une dentée.

a 21. Une seule lamelle mucronale dentée chez les deux sexes ; antennes du mâle très modifiées, sans B_1 mais à C_1 spiniforme ; pas de rangée de macrochètes à l'arrière du grand abdominal du mâle..... *Stenacidia* Börner, 1906.
(Ant. IV simple dans les deux sexes).

a 22. Une seule lamelle mucronale dentée chez la femelle et les juvéniles, mais deux lamelles dentées chez le mâle ; antennes du mâle très modifiées, avec B_1 présent et C_1 en lamelle ; deux rangées de macrochètes à l'arrière du grand abdominal chez le mâle..... *Jeannenotia* Stach, 1956.

(Ant. IV simple dans les deux sexes).

b. Organe tibiotarsal absent.

b 1. Mucron à lamelles larges et ondulées ; antennes du mâle très modifiées ; B_1 et Tra_1 présents sur Ant. II ; b_2 à b_4 et c_1 en forme de vésicule..... *Deboutteville* Murphy, 1965.
(Ant. IV subsegmenté chez la femelle, simple chez le mâle).

Source : MNHN, Paris

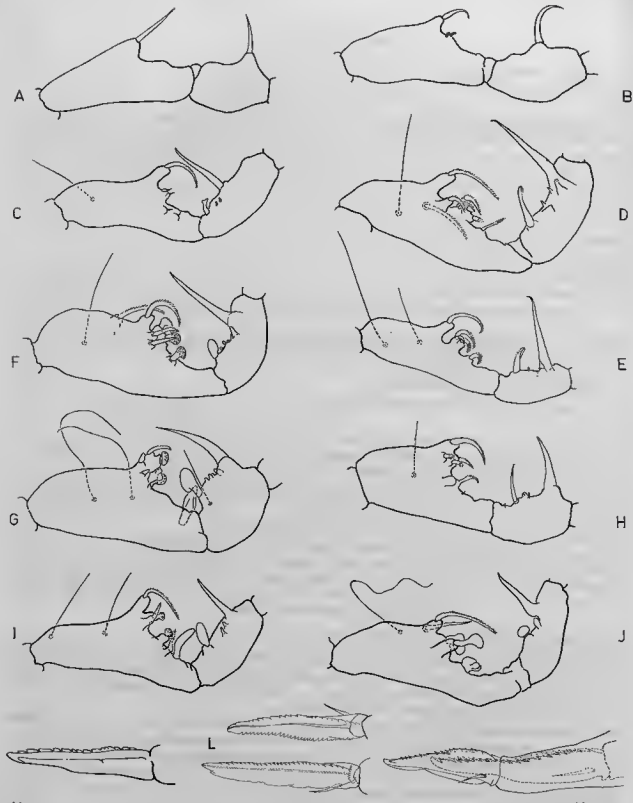

Fig. 46. — Sminthurididae. — A à J, représentation schématique des articles antennaires II et III chez le mâle de *Sphaeridia pumilis* (A), *Sminthuridia sphaeridioides* (B), *Yosides himachal* (C), *Sminthurides aquaticus* (D), *Sminthurides bifidus* (E), *Jeannenotia stachi* (F), *Denisiella sp.*, de Madagascar (G), *Sienacidia hystrix* (H), *Pygicornides torridus* (I), *Deboutteville marina* (J). — K à N, mucrons de *Sienacidia hystrix* chez les deux sexes (K), *Jeannenotia stachi* mâle (L), femelle (M) et préadulte mâle en préparation de mue (N). (A, B, C, D, E, F, G, I et J d'après Massoud et Betsch 1972 ; H et K d'après Dallai 1973 ; L, M et N d'après Betsch et Massoud 1970).

Source : MNHN, Paris

b 2. Mucron à lamelles étroites, dont au moins une dentée.

b 21. Antennes du mâle peu modifiées ; seuls b_1 et c_3 existent. *Sphaeridia* Linnaniemi, 1912. (= *Asphyrotheca* Stach, 1956 ; = *Indotheca* Stach, 1956).
(Vésicules métathoraciques absentes chez le mâle ; tibiotarse de P_3 du mâle avec un caractère sexuel secondaire externe de forme variable ; Ant. IV simple dans les deux sexes).

b 22. Antennes du mâle très modifiées ; b_7 et c_1 en forme de lamelle ; b_1 court ; Tra_1 et Tra_2 sur Ant. II, Tra_3 sur Ant. III..... *Denisiella* Folsom et Mills, 1938.
(Sur Ant. II, b_1 à b_6 sur une bosse unique ; Ant. IV simple dans les deux sexes ; 4 organes en cuvette sur le tibiotarse de P_1 ; des épines ramifiées sur le tibiotarse de P_3 dans les deux sexes et sur le petit abdominal de la femelle).

L'examen des différents genres suivra l'ordre adopté par Massoud et Betsch (1972), selon les niveaux évolutifs des antennes des mâles.

a) *Sphaeridia* Linnaniemi, 1912.

(= *Asphyrotheca* Stach, 1956
= *Indotheca* Stach, 1956)

Générotype : *Sminthurus pumilis* Krausbauer, 1898 .

Les détails concernant ce genre ont été exposés dans les deux travaux de base de Massoud et Delamare (1964, où les auteurs décrivent en détail le caractère sexuel secondaire sur le tibiotarse de P_3 du mâle et où ils établissent que les deux genres de Stach, 1956, *Asphyrotheca* et *Indotheca*, sont, respectivement, *Sphaeridia sphaera* et *Sphaeridia biniserrata*) et de Murphy (1966).

Diagnose : Sminthurididae sans organe tibiotarsal caractérisé par un trochanter métathoracique ne portant que les soies distales, une antenne du mâle peu modifiée ne portant que b_1 et c_3, un Ant. IV simple, un mucron à lamelles étroites, une paire de papilles dentales chez l'adulte, des épines dentées sur le tibiotarse de P_3 des femelles, un caractère sexuel secondaire sur le tibiotarse des P_3 et le tube ventral des mâles. Pas de vésicule métathoracique chez le mâle. Pas de soie mucronale.

Répartition : genre cosmopolite. Une vingtaine d'espèces. Remarquons que *Sphaeridia pumilis* pourrait bien représenter un complexe d'espèces.

b) *Sminthuridia* Massoud et Betsch, 1972.

Générotype : *Sminthurides sphaeridioides* Murphy, 1960.

Diagnose : Sminthurididae avec organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne peu modifiée chez le mâle où l'Ant. II ne porte que b_1 et deux microéléments et l'Ant. III, c_3, un Ant. IV subsegmenté chez les deux sexes, des vésicules métathoraciques chez le mâle, au moins une lamelle large sur le mucron. Une soie mucronale. Pas de trichobothrie sur l'Ant. II du mâle. Pas de papille dentale chez l'adulte.

Répartition : genre monospécifique ; Gambie.

c) *Yosiides* Massoud et Betsch, 1972.

Générotype : *Sminthurides himachal* Yosii, 1966.

Diagnose : Sminthurididae avec organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne du mâle moyennement déformée où Ant. II et Ant. III sont très modifiés et portent b_1 et c_3 bien développés, b_2 à b_6 et c_1 courts, un Ant. IV subsegmenté dans les deux sexes, un mucron à lamelles larges, une soie mucronale. Pas de vésicule métathoracique chez le mâle. 3 soies sur le trochanter de P_3.

Répartition : genre monospécifique, du Népal.

Source : MNHN, Paris

d) *Sminthurides* Börner, 1900.

(= *Spinosellina* Palissa, 1964).

Générotype : *Sminthurus aquaticus* Bourlet, 1843. Fixé par Börner en 1906.

Diagnose : Sminthurididae avec organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne du mâle très modifiée, des éléments des Ant. II et Ant. III bien développés mais jamais transformés en lamelle, Tra_1 toujours présente, B_1 (groupe *aquaticus*) ou Tra_2 (groupe *penicillifer*), un Ant. IV simple ou subsegmenté chez la femelle, toujours simple chez le mâle, un trochanter métathoracique portant 4 soies, un mucron à lamelles plus ou moins larges et ondulées, des vésicules métathoraciques chez le mâle. Soie mucronale généralement présente.

Répartition : une quarantaine d'espèces ; genre cosmopolite.

e) *Stenacidia* Börner, 1906.

Générotype : *Sminthurus violaceus* Reuter, 1881.

Diagnose : Sminthurididae avec organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne du mâle très modifiée ; des éléments des Ant. II et Ant. III selon la formule : Tra_1, b_1, b_2, b_3, b_4, b_5 étant des épines barbelées, b_5 une lamelle, c_1 spiniforme ; Ant. IV simple dans les deux sexes, un trochanter métathoracique portant 3 soies, un mucron à lamelles étroites, dont une seule dentée chez les deux sexes, des vésicules métathoraciques chez le mâle. Soie mucronale absente chez *S. hystrix*.

Répartition : *S. violacea* : Finlande — Europe du Nord (?).
S. hystrix : Italie, Espagne.

f) *Jeannenotia* Stach, 1956.

Générotype : *Sminthurides* (*Stenacidia*) *stachi* Jeannenot, 1955.

Diagnose : Sminthurididae avec organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne du mâle très modifiée ; des éléments des Ant. II et Ant. III selon la formule : Tra_1, B_1, b_1 à b_5 tous sur des bosses indépendantes et jamais transformés en lamelle, c_1 étant une lamelle ; Ant. IV simple dans les deux sexes ; deux rangées de macrochètes sur l'arrière du grand abdominal du mâle ; mucron à une lamelle dentée chez la femelle (caractère fondamental) et à deux crêtes dentées chez le mâle (caractère sexuel secondaire) ; chez le mâle, des vésicules métathoraciques, 4 macrochètes dentés « à rebrousse poil » sur le tibiotarse de P_3, un ongle de P_3 allongé et un petit abdominal écrasé ; 3 soies sur le trochanter de P_3 ; soie mucronale présente.

Répartition : Une seule espèce avec une forme principale en Europe et au Maroc et une sous-espèce en Australie, dans des pelouses en zone habitée.

Maynard (1951) a représenté un *Jeannenotia* incontestable des USA (New-York). Une récolte récente de Thérézien a fourni des *Jeannenotia* aux Iles Kerguelen.

g) *Pygicornides* Betsch, 1969.

Générotype : *Pygicornides torridus* Betsch, 1969.

Diagnose : Sminthurididae avec organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne du mâle très modifiée ; des éléments des Ant. II et Ant. III selon la formule : Tra_1, Tra_2, b_1 à b_5 sur 3 bosses à base commune, b_6 et c_1 transformés en lamelles ; Ant. IV subsegmenté dans les deux sexes ; trochanter métathoracique portant 3 soies ; mucron à 4 lamelles, la postérieure n'atteignant pas l'apex ; un caractère sexuel secondaire est porté par la face dorsale du segment ano-génital du mâle : deux appendices très longs et fortement chitinisés (chez le préadulte mâle, la valve anale supérieure présente deux longues excroissances tégumentaires dont le rôle n'est pas défini) ; des vésicules métathoraciques chez le mâle.

Répartition : genre monospécifique, du Nord-Ouest de l'Australie.

Source : MNHN, Paris

h) *Debouttevillea* Murphy, 1965.

Générotype : *Debouttevillea marina* Murphy, 1965.

Diagnose : Smintburidídae sans organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne du mâle très modifiée ; des éléments des Ant. II et Ant. III selon la formule : Tra_1, B_1, b_1 étant une épine barbelée, b_2 à b_4 et c_1 en forme de vésicule ; Ant. IV simple chez le mâle, subsegmenté chez la femelle ; mucron à lamelles larges ; un caractère sexuel secondaire sur le tibiotarse de P_2 chez la femelle et au-dessus du clypeus chez le mâle ; des vésicules métathoraciques chez le mâle.

Répartition : Genre monospécifique, de la zone intertidale à Singapour, Malaisie.

i) *Denisiella* Folsom et Mills, 1938.

Générotype : *Sminthurides serurati* Denis, 1925.

Diagnose : Sminthuridídae sans organe tibiotarsal, caractérisé par une antenne du mâle très modifiée ; des éléments des Ant. II et Ant. III selon la formule : Tra_1, Tra_2, Tra_3, b_1 (court) à b_6 tous sur une même bosse, b_7 et c_1 en lamelle ; Ant. IV simple dans les deux sexes ; des épines dentées ou ramifiées sur les tibiotarses des P_3 des mâles et des femelles et sur le segment anal de la femelle ; 4 organes en cuvette sur le tibiotarse de P_1 chez le mâle ; des vésicules métatboraciques bien développées chez le mâle, réduites chez la femelle ; mucron à lamelles étroites ; soie mucronale présente ; deux soies sur le trochanter de P_3.

Répartition : *serroseta* (Börner, 1908 ; Afrique du Sud-Kalahari), *seurati* (Denis, 1925 ; Archipel des Tuamotu — Ile Mangareva), *sexpinnata* (Denis, 1931 ; Costa Rica), *ramosa* (Folsom, 1932 ; Honolulu). Une espèce inédite de Madagascar (Nord-Est ; Montagne d'Ambre, Mad. 614, 618 et 625 ; Baie d'Antongil, Mad. 887).

B. — Famille des Spinothecidae.

Le genre *Spinotheca* Stach, 1956 est le seul représentant de cette famille très originale. Sa segmentation est identique à celle des Sminthuridídae : le grand abdominal comprend les segments Th. I à Abd. IV, le petit abdominal étant formé des Abd. V et VI soudés. Sa caractéristique la plus originale est la présence d'une paire d'appendices nucaux provenant de la région collaire.

Spinotheca Stach, 1956.

Générotype : *Sphyrotheca magnasetacea* Salmon, 1941.

Diagnose : Symphypléone à allure de *Sphaeridia*, caractérisé par Th. I compris dans le grand abdominal, une paire d'appendices nucaux à structure annelée, des appendices anaux longs et simples chez la femelle, 3 + 3 ocelles, un Ant. IV subsegmenté portant des macrochètes ornementés et deux plaquettes sensorielles distales, 3 paires de trichobothries sensiblement équidistantes, en disposition triangulaire normale sur le grand abdominal et une paire sur le segment ano-génital, des griffes sans tunique, l'absence d'ergots, une paire de soies néosminthuroïdes, des épines dentales postérieures et internes, un mucron allongé à deux crêtes dentées sans soie mucronale, un tubercule basal et trois dents au rétinacle. Jusqu'à présent, les filaments du tube ventral n'ont pas été observés.

Répartition : *S. magnasetacea* (Salmon, 1941 ; Nouvelle-Zélande), *S. patagonica* Delamare 1961 (Argentine : Patagonie, forêt à *Nothofagus*), *S. cyanea* Najt, 1971 (Argentine : province de Neuquen, zone à *Nothofagus*). Une espèce inédite de l'Australie du Sud-Est, État de Victoria, dans la forêt à *Nothofagus* (P. Greenslade, communication personnelle, 1977).

C. — Famille des Arrhopalitidae.

Il est indispensable de répéter, après Bonet et Tellez (1947), Cassagnau et Delamare (1953) et Delamare (1961), que *Pararrhopalites* et *Disparrhopalites* sont des Sminthuridae et non des Arrhopalitidae.

Source : MNHN, Paris

Christiansen (1966) estime que *Arrhopalites diversus* Mills, 1934 présente une griffe originale mais que cela ne justifie pas le maintien d'un genre indépendant, *Pseudarrhopalites* Stach, 1945 ; il reclasse l'espèce dans le genre *Arrhopalites*, groupe *caecus*.

Définition des Arrhopalitidae.

Symphypléones présentant les caractères suivants : filaments du tube ventral plus ou moins longs, lisses ; rétinacle portant une paire de tubercules basaux et trois dents par bras pendant tout le cycle vital ; quatre paires de trichobothries, avec disposition triangulaire normale de A, B, C, sensiblement équidistants ; Ant. IV plus long que Ant. III ; Ant. III généralement sans papille ; au maximum, quatre ocelles par côté ; trochanter métathoracique portant généralement quatre soies dont D_2 modifié en un organe trochantéral à base circulaire ou triangulaire, sans épine trochantérale ; pas d'ergots capités ; appendices anaux dirigés vers l'orifice génital ; des épines et une paire de papilles dentales sur la furca de l'adulte ; pas de soie mucronale.

La clé des genres est strictement identique à celle de Richards (1968) :

— Soies trochantérales P_1 et P_2 absentes ; organe trochantéral circulaire ; Abd. V compris dans le grand abdominal ; trichobothrie D capitée, sauf au premier stade..... *Collophora* Richards *in* Delamare et Massoud, 1964.

— Soies trochantérales P_1 et P_2 présentes ; organe trochantéral triangulaire ; Abd. V non compris dans le grand abdominal ; tricbobothrie D non capitée..... *Arrhopalites* Börner, 1906

a) *Arrhopalites* Börner, 1906.

Générotype : *Sminthurus caecus* Tullberg, 1871.

Diagnose : Arrhopalitidae présentant 1 + 1 ocelles (parfois 2 + 2 ; *Arrh. bellingeri* Christiansen, 1966), un article antennaire IV généralement subsegmenté, 4 soies et un organe trochantéral triangulaire sur le trocbanter métathoracique, des épines et une papille sur la dens, un mucron à deux crêtes dentées, des soies circumanales épaissies ; le segment abdominal V est séparé du grand abdominal et porte une paire de trichobothries typiques ; l'appendice anal est simple, bifurqué ou branchu.

Caecarrhopalites Yosii, 1954 n'est pas valable puisqu'il a le même générotype qu'*Arrhopalites*. Plutôt que de créer deux sous-genres, il est aussi simple de parler de deux lignées évolutives comme l'indiquait Stach (1945) :

— le groupe *caecus*, caractérisé par au moins une forte épine antérieure sur la dens et par de petites papilles sur les valves supérieure et inférieures du petit abdominal de la femelle, un peu à l'intérieur du cercle de soies circumanales ; dans ce groupe, *Arrh. diversus* Mills, 1934 (USA) et *Arrh. nivalis* Yosii, 1966 (Himalaya) ont un Ant. IV non subsegmenté ;

— le groupe *pygmaeus* ne présentant pas d'épine antérieure ni de papille sur le petit abdominal de la femelle.

La clé de Stach (1956), comprend, en dehors des espèces de Denis à 4 + 4 ocelles (*Collophora*), des espèces à 6 + 6 et à 8 + 8 ocelles ; ces dernières ne sont pas non plus des *Arrhopalites* :

— *Arrh. coccineus* Salmon, 1941 (Nouvelle-Zélande) est, d'après le paratype femelle que j'ai pu observer, un *Sminthurides* ;

— *Arrh. drummondi* Womersley, 1932 est un Katiannidae (*Polykatianna* ?) ;

— *Arrh. adelaidica* Womersley, 1933 est vraisemblablement un jeune *Temeritas* ;

— Quant aux *Arrh. aurantiaca* et *gloriosa*, tous deux de Womersley, 1935 et 1937, ils n'ont rien d'*Arrhopalites*, mais la description trop sommaire ne me permet pas de les classer ;

— *Arrh. kilimandjaricus* Wahlgren, 1908, du pied du Kilimandjaro, est vraisemblablement un très jeune *Temeritas* (Ant. IV 4,5 fois plus long qu'Ant. III, dépassant la longueur du corps).

Par contre, *Pararrhopalites anops* signalé par Prabhoo (1971) est un *Arrhopalites* du groupe *caecus*.

Source : MNHN, Paris

Répartition : Europe, Amérique du Nord, Costa-Rica, Japon, Himalaya ; une espèce en Argentine, zone à *Nothofagus* ; de nombreuses espèces sont inféodées aux grottes.

b) *Collophora* Richards *in* Delamare et Massoud, 1964.

Générotype : *Arrhopalites quadrioculatus* Denis, 1933.

Diagnose : Arrhopalitidae présentant l'Abd. V soudé à l'Abd. IV dans le grand abdominal où la trichobothrie D, à apex lancéolé, est insérée sur une papille ; 4 + 4 ocelles ; pas de papille sur Ant. III ; Ant. IV pas nettement subsegmenté ; tube ventral impair dans sa moitié basale, pair dans sa moitié distale ; trochanter de P_3 portant une soie et une épine à embase circulaire large ; ongle à tunique renflée ; filament empodial long ; une paire de soies néosminthuroïdes ; papille dentale présente ; formule dentale antérieure très courte (3 .... 1) ; des épines dentales internes et externes ; les deux crêtes mucronales sont étroites et fortement dentées ; pas de soie mucronale ; soies circumanales de la femelle épaissies et ailées ; appendice anal simple, sous forme d'une grosse épine souvent ailée.

Jusqu'à présent, aucun mâle n'a été signalé dans ce genre ; Denis (1933 et 1948) a très hâtivement dénommé mâle ce qui n'est qu'un jeune. Mais les exemplaires femelles de Madagascar montrent des vésicules séminales (la présence de mâles semble donc probable). Au premier stade, la trichobothrie D occupe la même place que chez l'adulte, mais sa forme est typique.

Répartition : *quadrioculata* (Denis, 1933 ; Costa Rica), *subquadrioculata* (Denis, 1948 ; Indochine), *remanei* Delamare et Massoud, 1964 (Pérou), *africana* Delamare et Massoud, 1964 (Angola), *mysticiosa* Yosii, 1966 (Inde, Bombay), *sudanica* Hüther, 1967 (Soudan ; clé des espèces). *Collophora* est très commun à Madagascar (espèces inédites) et en Guyane Française, dans la litière des forêts.

Je n'ai pu vérifier si *C. remanei* signalé par Prabhoo (1971) de l'Inde était bien *remanei* ou une espèce différente.

D. — Famille des Katiannidae.

La famille des Katiannidae est certainement celle qui a posé le plus de problèmes aux spécialistes.

A l'origine, les 2 genres créés par Börner étaient bien définis : *Sminthurinus* en 1901 et *Katianna* en 1906. En 1932, Womersley créait le genre *Parakatianna*, proche de *Katianna*, mais sans épines sur la tête, les antennes et le corps. Ces caractères négatifs en faisaient un « genre-déversoir ». Puis, étaient établis les genres *Metakatianna* Denis, 1933, basé sur des caractères juvéniles, *Pseudokatianna* Salmon, 1944 et *Novokatianna* Salmon, 1944, ce dernier genre étant d'ailleurs un Sminthuridae.

En 1946, Salmon reprend le problème des *Parakatianna* et retient :

— l'espèce *spinata* comme seul représentant du genre *Parakatianna*, caractérisé par de petites épines en dague à l'avant du dos ;

— l'espèce *anomala* Womersley et 3 espèces de Nouvelle-Zélande avec des épines courtes sur le dos et une protubérance sensorielle sur Abd. V dans le genre *Longkingia* ;

— le genre *Pseudokatianna* Salmon 1944 pour les espèces sans épines sur le dos, mais présentant une protubérance sur Abd. V portant une trichobothrie D courte ;

— les autres espèces, sans épine sur le dos et sans protubérance sur Abd. V dans le genre *Polykatianna*. Malheureusement, ce dernier genre à caractères négatifs devenait à son tour un déversoir.

Par la suite, l'Index des Collemboles (Salmon 1964) tient peu compte de cette bonne analyse ; de plus, *Novokatianna* passe dans les Bourletiellidae « à cause de l'absence de l'organe sensoriel typique de l'Ant. III ».

En 1951, Maynard publie le genre *Katiannina* Maynard et Downs caractérisé par un Ant. IV subsegmenté, une protubérance élevée de chaque côté de Abd. V, très différente de celle des *Pseudokatianna*, l'absence de protubérance dans la moitié basale d'Ant. III et surtout par les filaments du tube ventral portant deux rangées longitudinales opposées de tubercules. Ce dernier caractère en fait un genre intermédiaire entre les Katiannidae et les Symphypléones à filaments du tube ventral entièrement tuberculés chez l'adulte.

Source : MNHN, Paris

En 1953, Cassagnau isole *Sminthurinus stenognathus* Börner, 1907 et *Stenognathellus denisi* dans le genre *Stenognathellus* caractérisé par une plaque molaire réduite et un capitulum maxillaire allongé et fin.

La révision mondiale de Stach en 1956 n'apporte aucune modification, à part l'adjonction de *Neosminthurus* Mills, 1934 qui s'est révélé être un genre hétérogène comprenant des Katiannidae, des Vesicephalidae et des Sminthuridae.

En 1963, Delamare Deboutteville et Massoud décrivaient un genre curieux de Katiannidae de Patagonie, *Katiannellina*. Malheureusement, l'unique exemplaire n'est pas adulte : il ne possède ni appendice anal (ni même son embase), ni plaque génitale formée. De plus, l'un des caractères principaux, une seule paire de trichobothries sur le grand abdominal, se révèle erroné : il en existe bien 3 paires. Comme caractères distinctifs, il reste donc un Ant. IV très imparfaitement subsegmenté et à verticilles de soies bien nets, deux paires de soies néosminthuroïdes et des embases très spéciales des ergots capités. Je propose de laisser ce genre en position incertaine en attendant une description complète.

En 1968, Richards, dans sa révision des Symphypléones, commet quelques erreurs dues principalement à une observation pratiquement réduite aux seuls spécimens nord-américains et conserve, outre *Katianna*, *Parakatianna* et *Longkingia*, les genres suivants :

— *Novokatianna* dont il n'a observé aucun spécimen et qui appartient aux Sminthuridae.

— *Polykatianna* où il inclut *Neosminthurus* Mills (part.) : *N. sminthurinus* et 2 espèces inédites de l'Illinois. En fait, Richards n'a pas observé un seul spécimen de Salmon ni de Womersley ; il indique « papille sur l'Ant. III absente » ce qui est vrai pour les espèces nord-américaines, mais pas chez les seuls vrais *Polykatianna*, ceux de Nouvelle-Zélande. D'ailleurs, *Neosminthurus sminthurinus* porte, selon la description originale de Mills (1934), de larges tubercules hémisphériques sur la face antérieure des filaments du tube ventral ; l'observation de Mills est exacte (Fig. 48, B) et cette espèce constitue le générotype d'un genre-charnière, *Millsurus* Betsch, 1977.

— *Metakatianna* où il inclut tous les *Pseudokatianna* Salmon et *Katiannina* Maynard et Downs (dont *Polyclavella* Stach, 1955 est synonyme) sous prétexte que la trichobothrie D est insérée sur une papille conique. Cette position est pour le moins étonnante puisque Richards admet lui-même que ce caractère chez *Metakatianna* n'est pas de grande valeur, étant un caractère de premier stade.

— *Sminthurinus* incluant *Stenognathellus*.

En 1969, Cassagnau crée le genre *Dalianus* pour une espèce proche de *Polykatianna*. Avec raison, il ne l'inclut pas dans un genre préexistant étant donné la caractérisation peu précise de *Polykatianna* et surtout la structure très particulière de l'Ant. IV de *Dalianus*.

Le genre *Zebulonia* a été établi pour une espèce de Madagascar à dimorphisme sexuel très développé ; la présence d'une soie bifide sur la valve anale supérieure de la femelle et l'Ant. IV simple placent ce genre au voisinage de *Sminthurinus* (Betsch 1970).

Récemment, une brève mise au point sur les Katiannidae a été effectuée (Betsch 1977) dont je développe ici les points suivants

— Suppression de *Metakatianna* Denis, 1933.

Dans sa description de *Metakatianna puella*, de Costa-Rica, et l'établissement du genre, Denis était conscient du fait que l'absence de trichobothrie sur le grand abdominal était un caractère de jeunesse mais a maintenu le genre en 1948, avec deux espèces, *M. puella* et *Sminthurinus krausbaueri* Börner, 1901, d'Allemagne, les deux espèces ayant en commun une allure juvénile, l'Ant. IV annelé et l'absence de trichobothrie sur le grand abdominal.

Par la suite ont été décrits *M. fasciata* Salmon, 1944 (Nouvelle-Zélande), *M. nigraoculata* Salmon, 1948 (Nouvelle-Zélande), *M. anglicana* Salmon, 1955 (Angleterre), *M. antennalis* Rapoport, 1962 (Argentine), *M. patagonica* Delamare et Massoud, 1963 (Argentine), *M. gressitti* Salmon, 1964 (Antarctique, île Macquarie), *M. nunezi* Najt, 1967 (Argentine), *M. steparia* Najt, 1967 (Argentine) et *M. oceanica* Rapoport, 1970 (île Nightingale). Il faut y ajouter un exemplaire non nommé, *M. sp.*, d'Algérie (Delamare 1953).

Source : MNHN, Paris

L'absence de trichobothrie a amené fatalement une grande hétérogénéité du genre ; on y trouve des Katiannidae, des premiers stades de Sminthuridae et de Bourletiellidae. Seul *M. gressitti* est au moins au troisième stade (soies sur le rétinacle) et, de ce fait, n'a rien d'un *Metakatianna* ; les deux caractères — courte trichobothrie sur le segment génital et Ant. IV non subsegmenté — font penser à un *Sminthurinus*.

Les chétotaxies dorsales de *M. patagonica* et *M. steparia* sont très confuses à cause des plis tégumentaires, mais celle de *M. nunezi* figurée par Najt (1967) correspond à celle des *Katianna* adultes. Il est difficile d'attribuer ces *Metakatianna* à des espèces données de *Katianna*.

La position de Cassagnau (1969) est donc parfaitement exacte, à ceci près qu'il y a lieu d'être encore plus restrictif : parmi les espèces décrites appartenant effectivement à la famille des Katiannidae, *Metakatianna* n'est en fait que le premier stade de genres existants de cette famille. Je n'ai pu observer les exemplaires de Salmon pour déterminer à quel genre se rattachent les espèces de *Mekatianna* qu'il a décrites. D'après le matériel examiné et les descriptions reconnaissables, on peut dire que :

- *M. puella* Denis, *M. antennalis* Rapoport, *M. patagonica* Delamare et Massoud, *M. nunezi* Najt sont des premiers stades de *Katianna* ;
- *M. fasciata* Salmon et *M. nigraoculata* Salmon, 1948, sont vraisemblablement un premier stade de *Pseudokatianna*, par leur mucron ;
- *M. anglicana* Salmon et *M. gressitti* Salmon sont un premier et un troisième stade de *Sminthurinus* ;
- *M. krausbaueri* redécrit par Denis (1948) et *M. sp.* signalé d'Algérie par Delamare (1953) sont deux premiers stades de *Sminthurus* ;
- *M. oceanica* Rapoport n'est vraisemblablement pas non plus un Katiannidae, mais plutôt un Bourletiellidae.

Metakatianna est donc à supprimer, mais il n'est pas possible de dire de manière sûre à quel genre appartenait son générotype, *M. puella* ; de même, la synonymie établie par Richards (1968), *Metakatianna* = *Pseudokatianna* = *Katiannina*, est évidemment à rejeter.

— *Stenognathellus* Cassagnau, 1953.

Ce genre établi par Cassagnau pour deux espèces, *S. denisi*, le générotype (bien désigné par l'auteur, contrairement à l'opinion de Ellis et Bellinger 1973) et pour *Sminthurinus stenognathus* Börner, 1907, est très voisin de *Sminthurinus* et est caractérisé par des pièces buccales allongées, en particulier la maxille. Ces deux espèces sont des *Stenognathellus* à Abd. V séparé d'Abd. IV, donc du grand abdominal, et dont les femelles présentent une soie a_0 bifide sur la valve supérieure de l'Abd. VI. Depuis, Yosii (1966) a décrit *S. cassagnaui*, avec a_0 simple mais l'auteur ne parle pas de la position d'Abd. V. Hüther (1967) établit *Sminthurinus polygonalis* qui est, en fait, un *Stenognathellus* dont Abd. V est inclus dans le grand abdominal et a_0 est simple chez la femelle. J'ai également trouvé une espèce malgache dont l'Abd. V fait partie du grand abdominal et dont la soie a_0 de la valve anale supérieure de la femelle est simple ; un exemplaire de *Stenognathellus* de l'île de Rhodes que m'a confié Ellis présente également ces mêmes caractères. On peut donc considérer que le genre *Stenognathellus* comporte deux groupes, comme *Sminthurinus*, dont l'un, le groupe *denisi*, est caractérisé par Abd. V séparé d'Abd. IV et a_0 bifide chez la femelle, et dont l'autre, le groupe *polygonalis* (la seule autre espèce décrite, *S. cassagnaui*, n'est pas sûre pour sa segmentation), présente Abd. V soudé à Abd. IV et a_0 simple chez la femelle.

— *Gisinianus* Betsch, 1977 ; générotype : *Sminthurinus flammeolus* Gisin, 1957.

Cette espèce était remarquable au sein du genre *Sminthurinus* par trois caractères dont deux cités par Gisin, le troisième observé sur des exemplaires de la forêt de Sénart à Brunoy ; il n'y a pas de papille sur l'Ant. III (caractère remarquable au sein des Katiannidae) ; la soie a_0 est simple chez la femelle ; il n'existe pas de soie néosminthuroïde. Il m'a semblé nécessaire de sortir cette espèce du genre *Sminthurinus* et de proposer pour elle le genre *Gisinianus*. Son Ant. IV est simple et Abd. V est séparé d'Abd. IV.

Source : MNHN, Paris

Enfin, Greenslade et Wallace (sous presse) ont apporté une dernière contribution à la systématique du groupe en établissant la synonymie *Parakatianna* Womersley, 1932 = *Longkingia* Salmon, 1946.

Lors de la description du genre *Parakatianna*, Womersley (1932) y avait inclus deux espèces, *spinata*, et *anomala* qui présentait des caractères spéciaux retenus par Salmon (1946) pour définir le genre *Longkingia*. En fait, Womersley avait mal observé *P. spinata* et omis de décrire l'organe sensoriel et la chétotaxie caractéristiques d'Abd. V. Le générotype du genre *Parakatianna* se trouve ainsi présenter les caractères du genre *Longkingia* sur lequel *Parakatianna* a priorité et qui sera seul à être maintenu, mais avec l'ancienne diagnose générique de *Longkingia*.

En résumé, un genre-charnière, *Katiannina* Maynard et Downs *in* Maynard, 1951, sera étudié indépendamment de cette famille. Quant à *Katiannellina* Delamare et Massoud, 1963, établi sur un individu jeune, il ne peut être inclus dans la clé de détermination par insuffisance de la description et par impossibilité de compléter la diagnose d'après la préparation originale ; la présence d'une paire de soies néosminthuroïdes le place probablement au voisinage de *Sminthurinus* et *Zebulonia*.

Définition des Katiannidae.

Symphypléones caractérisés par : filaments exsertiles du tube ventral longs et lisses ; rétinacle portant une paire de tubercules basaux et trois dents par bras pendant tout le cycle vital ; généralement quatre paires de trichobothries, avec disposition triangulaire normale de A, B, C (B étant proche de A) ; Ant. IV plus long qu'Ant. III ; Ant. III portant une papille, sauf exception ; généralement 8 + 8 ocelles ; trochanter métathoracique présentant quatre soies dont D_2, l'organe trochantéral, à base circulaire ; pas d'épine trochantérale ; nombreux (3 à 11) ergots fins, capités ; appendices anaux de forme généralement complexe, dirigés vers l'orifice génital ; pas d'épine ni de papille dentale sur la furca de l'adulte ; pas de soie mucronale.

Clé de détermination des genres.

a. Ant. IV simple.

a 1. Soies néosminthuroïdes présentes.

a 11. Pièces buccales de type broyeur ; a_0 toujours bifide chez la femelle.

a 111. Caractère sexuel secondaire chez le mâle (bosse glandulaire dorsale)..... *Zebulonia* Betsch, 1970.

a 112. Pas de caractère sexuel secondaire chez le mâle. *Sminthurinus* Börner, 1901.

a 12. Pièces buccales allongées ; a_0 bifide si Abd. V séparé d'Abd. IV, simple si Abd. V soudé à Abd. IV..... *Stenognathellus* Cassagnau, 1953.

a 2. Pas de soie néosminthuroïde ; a_0 simple chez la femelle ; pas de papille sur Ant. III..... *Gisinianus* Betsch, 1977.

b. Ant. IV subsegmenté ; pas de soie néosminthuroïde ; a_0 toujours simple.

b 1. De fortes épines sur la tête..... *Katianna* Börner, 1906.

b 2. Pas d'épine sur la tête.

b 21. Des épines uniquement sur le grand abdominal et une paire de protubérances simples ou doubles sur les flancs du grand abdominal.... *Parakatianna* Womersley, 1932 *sensu* Greenslade et Wallace (sous presse). (= *Longkingia* Salmon, 1946).

b 22. Uniquement des soies normales sur la tête et le grand abdominal :

b 221. Trichobothrie D insérée sur une papille large. *Pseudokatianna* Salmon, 1944.

b 222. Trichobothrie D non insérée sur une protubérance :

b 2221. Subsegmentation normale de l'Ant. IV.. *Polykatianna* Salmon, 1946.

Source : MNHN, Paris

b 2222. Subsegmentation alternée de l'Ant. IV... *Dalianus* Cassagnau, 1969.

a) *Sminthurinus* Börner, 1901.

Générotype : *Sminthurus niger* Lubbock, 1862.

Diagnose : Katiannidae présentant un Ant. IV simple, au moins une paire de soies néosminthuroïdes, une soie a_0 toujours bifide chez la femelle, des pièces buccales broyeuses de forme normale, une papille sur l'Ant. III. Le mâle ne présente pas de caractère sexuel secondaire notable. Appendice anal de la femelle de type complexe (Fig. 47, A).

Ce genre comprend deux grands groupes d'espèces :

— le groupe *niger* où le petit abdominal comprend Abd. V et Abd. VI ; la trichobothrie D se trouve donc insérée sur le petit abdominal ;

— le groupe *aureus* où Abd. VI forme seul le petit abdominal ; Abd. V et la trichobothrie D se trouvent dans le grand abdominal. Le premier stade de ce groupe présente un petit abdominal formé par Abd. V et Abd. VI, comme dans le groupe *niger*.

Les patterns de coloration sont caractéristiques des espèces, avec des variations peu prononcées à l'intérieur d'une même espèce.

Répartition : genre cosmopolite.

Un groupe d'espèces mérite une attention particulière : le sous-groupe *tuberculatus* (Najt 1972), de type *niger*, caractérisé par une paire de tubercules interoculaires ; j'ai pu voir de plus, sur *Sm. tuberculatus*, quatre paires de soies néosminthuroïdes. Ce petit groupe d'espèces comprend, selon Najt (1972), *Sm. tuberculatus* Delamare et Massoud, 1963 (Argentine, zone à *Nothofagus*), *Sm. jonesi* Wise, 1970 (Géorgie du Sud — Atlantique Sud, à la latitude de la Terre de Feu), *Sm. patagonicus* Najt, 1971 (Patagonie), *Sm. australis*, Najt, 1972, *S. insularis* Najt, 1972 et *Sm. bullai* Najt, 1972, ces trois dernières espèces provenant de la Terre de Feu. Ce groupe d'espèces très originales parmi les *Sminthurinus*, provenant toutes de l'extrême Sud de l'Amérique du Sud (zone à *Nothofagus*, Patagonie, Terre de Feu) et d'une île subantarctique, pourrait bien constituer un genre à part. Il n'est pas possible pour le moment, d'après les descriptions de Schött, Womersley et de Salmon, de dire si les espèces de Nouvelle-Zélande, d'Australie et des Iles Campbell appartiennent à ce groupe.

b) *Zebulonia* Betsch, 1970.

Générotype : *Zebulonia massoudi* Betsch, 1970.

Diagnose : Katiannidae présentant : un Ant. IV simple, une paire de soies néosminthuroïdes, une soie a_0 bifide chez la femelle, des pièces buccales broyeuses de forme normale, une papille sur l'Ant. III, un petit abdominal composé d'Abd. V et d'Abd. VI, et un caractère sexuel secondaire remarquable chez le mâle (une bosse glandulaire dorsale au niveau de Th. III et Abd. I). Appendice anal de la femelle de forme complexe (Fig. 47, D).

Répartition : ce genre n'est connu, pour le moment, que d'un massif montagneux de Madagascar (Tsaratanana), entre 1 600 et 2 000 m d'altitude.

c) *Stenognathellus* Cassagnau, 1953.

Générotype : *Stenognathellus denisi* Cassagnau, 1953.

Diagnose : Katiannidae caractérisé par un Ant. IV simple, une paire de soies néosminthuroïdes, une papille sur l'Ant. III, des pièces buccales allongées et grêles. Appendice anal bifurqué ou simple.

Ce genre comprend deux groupes :

— *groupe denisi* : Abd. V, séparé d'Abd. IV, fait partie du petit abdominal ; a_0 est bifide chez la femelle (Fig. 47, B).

Ce groupe comprend *S. denisi* Cassagnau, 1953 (Europe Occidentale), *S. stenognathus* (Börner, 1907 ; île Fundu, près de Zanzibar) et sa sous-espèce *S. stenognathus* ssp. *similis* (Najt et Rapoport, 1965) nov. comb. (Argentine, région de la Plata).

Source : MNHN, Paris

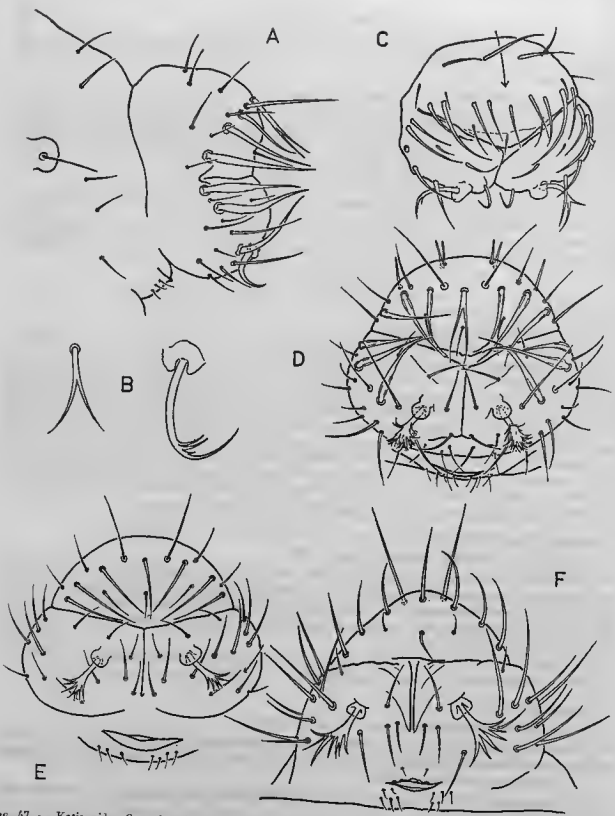

Fig. 47. — Katiannidae. Caractères du petit abdominal de la femelle. — A, *Sminthurinus aureus*. — B, soie a_3 et appendice anal de *Stenognathellus denisi*. — C, *Stenognathellus cassagnaui* (d'après Yosii 1966). — D, *Zebulonia massoudi* (d'après Betsch 1970). — E, *Gisinianus flammeolus*. — F, *Katianna poivrei* (d'après Delamare et Massoud 1963).

Source : MNHN, Paris

A noter que *Sminthurinus stenognathus* trouvé par Murphy (1960) en Gambie, est un vrai *Sminthurinus* (cf. dessin de la maxille par l'auteur). Il n'est pas assuré par ailleurs que *Sminthurinus stenognathus* mentionné par Paclt (1959) d'Afrique du Sud (Province du Cap et Natal) soit bien l'espèce de Börner.

— groupe *polygonalis* : Abd. V soudé à l'Abd. IV dans le grand abdominal ; a_0 simple chez la femelle (Fig. 47, C).

Pour le moment, ce groupe comprend *Stenognathellus polygonalis* (Hüther, 1967 ; Soudan), très vraisemblablement *Stenognothellus cassagnaui* Yosii, 1966 (Népal), une forme de l'île de Rhodes (Ellis récolteur) et au moins une espèce inédite de Madagascar.

Lors de la création du genre, Cassagnau notait que ce taxon pouvait être polyphylétique quant à la réduction des pièces buccales. Mais *Stenognathellus* est surtout hétérogène par sa segmentation et les caractères de la soie a_0 de la femelle. Cette hétérogénéité est même supérieure à celle qui existe au sein du genre *Sminthurinus* où la soie a_0 est toujours bifide chez la femelle, quelle que soit la relation entre Abd. IV et Abd. V.

d) *Katiannellina* Delamare et Massoud, 1963.

Générotype : *Katiannellina patagonica* Delamare et Massoud, 1963.

La diagnose de ce genre établi sur un seul individu immature ne peut être donnée avec précision et sa place au sein de la famille ne peut être qu'approximative, dans le groupe des Katiannidae présentant des soies néosminthuroïdes. Contrairement à la diagnose originale, l'armement en trichobothries du grand abdominal est complet. L'Ant. IV n'est pas bien connu et l'état de la préparation ne permet pas de dire s'il est subsegmenté ou s'il n'existe que des verticilles de soies. Un caractère original permet de supposer qu'il s'agit d'un bon genre : la carène distale sur l'embase des ergots capités.

e) *Gisinianus* Betsch, 1977.

Générotype : *Sminthurinus flammeolus* Gisin, 1957.

Diagnose : Katiannidae caractérisé par : un Ant. IV simple ; pas de soie néosminthuroïde ; une soie a_0 simple chez la femelle ; pas de papille sur l'Ant. III ; des pièces buccales broyeuses de forme normale ; Abd. V séparé d'Abd. IV. Chez la femelle, les soies circumanales ne sont ni ailées, ni rétrécies à la base (Fig. 47, E).

Ce genre constitue un intermédiaire entre la série des *Sminthurinus* et celle des *Katianna*.

Répartition : Écosse, France (récolte de J.-F. Ponge en forêt de Sénart, Essonne ; inédit).

f) *Katianna* Börner, 1906.

Générotype : *Katianna mnemosyne* Börner, 1906.

Diagnose : Katiannidae caractérisé par : Ant. IV subsegmenté ; pas de soie néosminthuroïde ; soie a_0 simple chez la femelle ; de fortes épines souvent striées ou ciliées sur le sommet de la tête (Fig. 47, F).

Répartition : Argentine (y compris la zone à *Nothofagus*) ; Afrique du Sud (Champagne Castle dans le Drakensberg, au minimum à 2.000 m d'altitude) ; Kerguelen ; Australie ; Nouvelle-Zélande ; Java (?).

Aux espèces connues, il faut ajouter *Sminthurus willincki* Delamare et Massoud, 1963, d'Argentine, qui est en fait un *Katianna* typique, mais dont la position reste incertaine dans le genre, le petit abdominal n'ayant pas été étudié.

g) *Parakatianna* Womersley, 1932, *sensu* Greenslade et Wallace (sous presse). (= *Longkingia* Salmon, 1946).

Générotype : *Parakatianna spinata* Womersley, 1932.

Diagnose : Katiannidae caractérisé par Ant. IV subsegmenté ; pas de soie néosminthuroïde ; soie a_0 simple chez la femelle ; pas d'épine sur la tête ; de très nombreuses petites épines lancéolées

Source : MNHN, Paris

sur l'avant du grand abdominal ; une paire de protubérances simples ou doubles sur les flancs du grand abdominal, en arrière des trichobotbries A et B, ornées d'une épine lancéolée et de deux séries caractéristiques de soies plus ou moins spiniformes ; filament empodial ramifié ; appendice anal simple. Abd. V fait partie du grand abdominal et l'épine lancéolée sur la protubérance est très vraisemblablement l'homologue de la trichobothrie D.

Répartition : 6 espèces toutes d'Australie et de Nouvelle-Zélande : *spinata* Womersley, 1932, *anomala* Womersley, 1932, *prospina* (Salmon, 1946), *superba* (Salmon, 1946), *homerica* (Salmon, 1946) et *salmoni* (Wise, 1964).

h) *Pseudokatianna* Salmon, 1944.

Générotype : *Pseudokatianna nigretalba* Salmon, 1944.

Diagnose : Katiannidae caractérisé par : Ant. IV plus ou moins bien subsegmenté, à verticilles de soies toujours bien nets ; pas de soie néosminthuroïde ; soie a_0 simple chez la femelle ; uniquement des soies normales sur la tête et le grand abdominal ; trichobothrie D courte, insérée sur une papille large, peu élevée ; Abd. V bien séparé d'Abd. IV ; appendice anal simple.

Répartition : genre confiné à la Nouvelle-Zélande et aux Iles Campbell.

i) *Polykatianna* Salmon, 1946.

Générotype : *Polykatianna flammea* Salmon, 1946.

Diagnose : Katiannidae à Ant. IV subsegmenté, sans soie néosminthuroïde, à soie a_0 simple chez la femelle, sans épines sur la tête et le grand abdominal, à trichobothrie D non insérée au sommet d'une papille et à Ant. III pourvu d'une papille nette.

Répartition : Australie, Nouvelle-Zélande.

Ce genre est vraisemblablement hétérogène, étant basé sur une série de caractères négatifs par rapport à *Katianna*. De plus, la différence avec *Pseudokatianna*, d'après les préparations originales de Salmon, n'est pas très nette. P. Greenslade est la mieux placée pour revoir ce genre à la lumière de récoltes nouvelles.

Richards (1968) avait inclus *Neosminthurus sminthurinus* Mills, 1934 et deux espèces inédites d'Amérique du Nord dans les *Polykatianna*. Comme il a déjà été dit précédemment, Richards a caractérisé au moins en partie *Polykatianna*, non par les caractères des espèces de Salmon, mais par ceux des trois espèces nord-américaines et qui ne sont pas des *Polykatianna*. Ces trois espèces sont évidemment à exclure de ce genre.

j) *Dalianus* Cassagnau, 1969.

Générotype : *Dalianus galae* Cassagnau, 1969.

Diagnose : Katiannidae caractérisé par : Ant. IV à subsegmentation alternée ; pas de soie néosminthuroïde ; soie a_0 simple chez la femelle ; uniquement des soies normales sur la tête et le grand abdominal ; trichobothrie D non insérée sur une structure particulière.

Répartition : Grèce.

E. — Genres-charnière.

Le genre *Vesicephalus* Richards *in* Delamare et Massoud, 1964 a été le premier à être considéré, dans le texte original, comme un genre intermédiaire entre les Katiannidae et l'ensemble des Sminthuridae et Bourletiellidae. Son appendice anal est dirigé vers l'orifice génital ; les filaments du tube ventral sont lisses mais le rétinacle ne porte que deux dents et un tubercule basal par côté.

Papirinus Yosii, 1954, représente un stade plus proche encore de l'ensemble Sminthuridae — Bourletiellidae puisque les filaments du tube ventral portent deux rangées de papilles molles, le rétinacle comporte un tubercule basal et deux dents par côté, l'appendice anal de la femelle étant encore dirigé vers l'orifice génital (Betsch 1974).

Source : MNHN, Paris

D'après Mills (1934) et Maynard (1951), deux espèces nord-américaines se classent également parmi ces intermédiaires : *Neosminthurus sminthurinus* Mills, 1934 et *Katiannina macgillivrayi* (Banks, 1897). *Neosminthurus sminthurinus* est caractérisé par (traduction de Mills 1934) « ... 10 à 11 ergots ... Filaments du tube ventral longs, avec de gros tubercules bémisphériques sur la face antérieure... Appendice anal de la femelle ramifié dans sa moitié apicale, plutôt fin... ». *Katiannina macgillivrayi* montre (traduction de Maynard 1951) « ... 6 ou 7 ergots capités ... Filaments du tube ventral tuberculés, les tubercules étant disposés en deux rangées longitudinales opposées... ». L'examen de *Neosminthurus sminthurinus* Mills montre que cette espèce est différente de *Polykatianna* (dont le laboratoire possède une large collection de paratypes) : les filaments du tube ventral sont tuberculés sur leur face antérieure, le rétinacle porte un tubercule basal et trois dents, l'Ant. III ne présente pas de papille. *N. sminthurinus* est devenu le génèrotype du genre *Millsurus* Betsch, 1977.

Quant à *Rusekianna* Betsch, 1977, il présente une seule rangée de tubercules sur les filaments exsertiles et un rétinacle à un tubercule basal et trois dents par côté.

Les cinq genres cités sont trop hétérogènes pour entrer dans le cadre familial des Vesicephalinae : les filaments du tube ventral montrent tous les intermédiaires entre le type lisse et le type fortement tuberculé ; l'armement en trichobothries est du type Katiannidae chez *Katiannina*, *Millsurus* et *Rusekianna*, mais la disposition est triangulaire normale chez *Vesicephalus* (Fig. 48, A) alors que *Papirinus* ne présente que la seule trichobotbrie C, ce qui n'est pas sans rappeler *Neosminthurus*, dans la famille des Sminthuridae.

Étant donné la grande originalité de ces genres-charnière qui ne forment d'ailleurs pas un groupe défini, il est inutile de donner une clé de détermination.

a) *Vesicephalus* Richards *in* Delamare et Massoud, 1964.

Génèrotype : *Sminthurus longisetis* Guthrie, 1903.

Diagnose : Symphypléone caractérisé par : des filaments lisses sur le tube ventral ; un rétinacle à tubercule basal et deux dents par côté chez l'adulte ; un trochanter métathoracique à 3 soies, sans organe ovale ni épine ; des tubules de l'organe antennaire III libres ; un Ant. IV simple sans vésicule exsertile apicale ; des vésicules interoculaires proéminentes, ornées de grains primaires ; 4 à 9 ergots fins, capités ; une paire de soies prétarsales ; un ongle à tunique fortement renflée ; un empodium portant à son apex un filament empodial et une lamelle largement spatulée, côte à côte, et dépassant tous deux l'apex de l'ongle ; des macrochètes céphaliques et abdominaux longs et dentés ; trois trichobothries en triangle très ouvert vers l'avant sur le grand abdominal, une trichobothrie sur le petit abdominal ; des soies dentales postérieures souvent spiniformes et dentées, une formule dentale antérieure courte (3 .... 1) ; un mucron à lamelle interne dentelée, sans soie mucronale ; plusieurs soies circumanales aplaties et dentées ; des appendices anaux de la femelle branchus (Fig. 48, A).

Répartition : *V. longisetis* (Guthrie, 1903), *V. occidentalis* (Mills, 1934) et une espèce inédite (cf. Richards 1968), toutes trois des U.S.A.

b) *Katiannina* Maynard et Downs *in* Maynard, 1951.

Génèrotype : *Sminthurus macgillivrayi* Banks, 1897.

Diagnose : Symphypléone caractérisé par : des filaments du tube ventral tuberculés, les tubercules étant disposés en deux rangées longitudinales opposées ; pas de papille sur l'Ant. III ; des tubules de l'organe antennaire III libres ; un Ant. IV subsegmenté ; 6 ou 7 ergots fins, capités ; un ongle sans tunique ; un empodium lancéolé, sans filament ; des soies fines sur la tête et le grand abdominal ; trois trichobothries sur le grand abdominal ; une forte protubérance sur l'Abd. V dont le sommet, fortement creusé, porte la trichobothrie D ; un mucron à crêtes dorsales lisses ; un appendice anal branchu ; soie a_6 simple chez la femelle.

Maynard n'a pas décrit le rétinacle (sauf pour dire que le lobe antérieur porte deux soies), la morphologie de la tête, la chétotaxie dentale. Par contre, la segmentation thoracique serait évidente (dans le texte, mais pas dans les figures).

Répartition : genre monospécifique de l'Est des U.S.A.

Source : MNHN, Paris

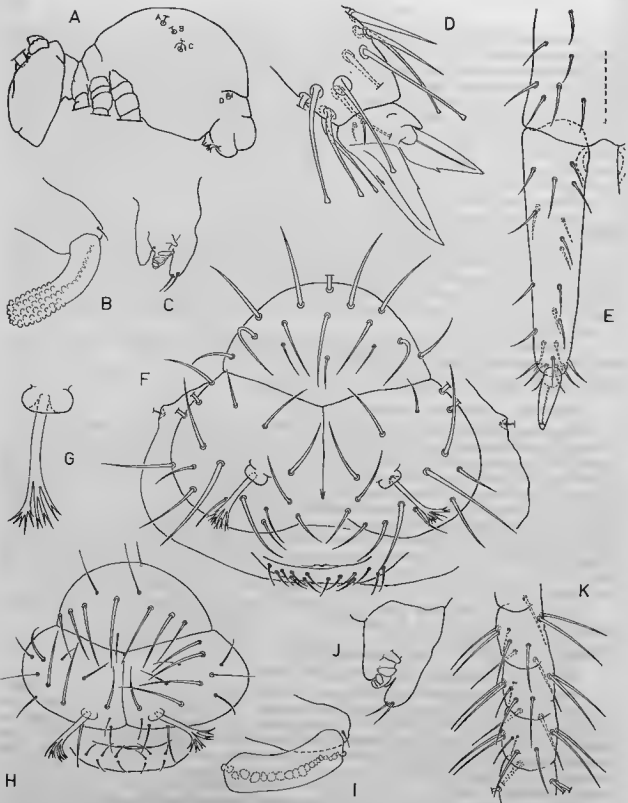

FIG. 48. — Genres charnière. — A, *Vesicephalus occidentalis*. — B à G, *Millsurus sminthurinus* ; tube ventral (B), rétinacle (C), griffe postérieure (D), furca (E), petit abdominal (F) et appendice anal (G). — H à K, *Ruseklanna mongolica* (d'après BETSCH 1977) ; petit abdominal (H), tube ventral (I), rétinacle (J) et portion de l'article antennaire IV (K).

Source : MNHN, Paris

c) *Millsurus* Betsch, 1977.

Générotype : *Neosminthurus sminthurinus* Mills, 1934.

Diagnose : Symphypléone caractérisé par : des filaments du tube ventral longs et tuberculés sur leur face antérieure ; un tubercule basal et trois dents de chaque côté, sur le rétinacle ; 8 + 8 ocelles ; Ant. III sans papille ; Ant. IV sans subsegmentation bien définie, mais comportant environ 16 verticilles de soies ; empodium lancéolé, plus court que l'ongle ; 10 ou 11 ergots capités ; 3, 2, 1 ... 1 soies dentales antérieures ; mucron tronqué, à deux crêtes dissemblables, l'interne avec de petites dents arrondies, l'externe avec de fines crénelures ; appendice anal de la femelle ramifié, dirigé vers l'orifice génital ; soies thoraciques et abdominales courtes et fines ; armement en trichobothries complet avec disposition triangulaire de A, B et C typique des Katiannidae ; Abd. V séparé de Abd. IV. Pas de papille originale sur Abd. V. Soie a_0 simple chez la femelle (Fig. 48, B à G).

Répartition : U.S.A. — *M. sminthurinus* (Mills 1934) nov. comb., *M. batchi* (Snider, 1969) nov. comb. et deux espèces inédites de l'Illinois (selon Richards 1968).

d) *Rusekianna* Betsch, 1977.

Générotype : *Rusekianna mongolica* Betsch, 1977.

Diagnose : Symphypléone caractérisé par : une rangée de tubercules sur les filaments du tube ventral ; un tubercule basal et 3 dents de chaque côté du rétinacle ; 8 + 8 ocelles ; une papille sur Ant. III ; Ant. IV à subsegmentation incomplète ; 6 ou 7 ergots capités ; 4, 1 ... 1 soies dentales antérieures ; un appendice anal dirigé vers l'orifice génital, ramifié ; Abd. V séparé de Abd. IV ; pas de soie néosminthuroïde ; disposition des trichobothries identique à celle des Katiannidae ; soie a_0 simple chez la femelle ; pièces buccales normales ; 6 ou 7 organes probablement sensoriels à la base des tibiotarses des 3 paires de pattes (Fig. 48, H à K).

Répartition : genre monospécifique connu de la Mongolie.

e) *Papirinus* Yosii, 1954.

Générotype : *Papirinus prodigiosum* Yosii, 1954 (plus correctement : *P. prodigiosus*).

Diagnose : Symphypléone caractérisé par : une fusion incomplète des segments thoraciques dans le tagme viscéral ; un tube ventral partiellement pair et deux rangées de tubercules sur les filaments du tube ventral ; un tubercule basal et deux dents par côté sur le rétinacle ; un armement en trichobothries réduit à la seule trichobothrie C en phases juvénile II et adulte ; une chétotaxie dorsale postérieure composée de doublets comprenant une épine fortement dentée à son apex et une soie ; une antenne dont les rapports et la chétotaxie de l'Ant. IV sont originaux ; deux épines tibiotarsales internes caractéristiques sur la patte postérieure ; un nombre réduit d'ergots dressés, faiblement capités ; un empodium portant côte à côte un axe fortement ramifié et une forte épine ; un appendice anal de la femelle ramifié et dirigé vers l'orifice génital ; une chétotaxie dentale antérieure réduite à une seule soie apicale ; un mucron sans soie mucronale (Fig. 1 ; 10, A et B ; 14, E ; 15, B ; 16, A à C ; 17, A à C ; 18, B ; 19, C ; 20, C, D, J et K ; 21, E).

Ce Symphypléone est extraordinaire par le nombre de caractères originaux, dont certains sont archaïques. Quelques-uns, déjà analysés de manière dispersée en première partie, seront rappelés ici, en complément à la diagnose : le tégument dorsal est uniquement composé de grains primaires circulaires, serrés ; en phases juvénile II et adulte, le corps est entouré d'une couche secrétée par tout ou partie du tégument et agglomérant à sa surface des particules organiques diverses, hyphes, spores, débris de parenchyme foliaire (Betsch 1974) ; d'après Ellis (1974), *Neosminthurus* présente également un « corps très sale ».

En conclusion, *Papirinus* est un animal composite puisqu'il présente :

— un caractère assez proche des Arthropléones surtout Entomobryens, la segmentation partielle du corps : la forme générale du corps est plutôt fusiforme de profil ;

— des caractères de Katiannidae : appendice anal ramifié dirigé vers l'orifice génital ; ergots dressés, faiblement capités ;

Source : MNHN, Paris

— des caractères de Sminthuridae et de Bourletiellidae : filaments du tube ventral partiellement tuberculés, comme au premier stade de ces deux familles ; rétinacle à tubercule basal et à deux dents par côté.

Certains caractères à l'état adulte sont archaïques comme le corps du tube ventral partiellement pair et la division apicale du lobe postérieur du rétinacle.

Enfin, d'autres caractères très originaux comme l'armement en trichobothries, la chétotaxie dorsale, l'antenne, la chétotaxie tibiotarsale, se retrouvent partiellement chez *Neosminthurus*, *Lipothrix* et permettent d'établir une filiation assez étroite entre *Papirinus* et la lignée *Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Afrosminthurus*, *Parasphyrotheca* et *Sphyrotheca*.

Papirinus représente un taxon certainement très ancien, un archétype partiel dont l'ancêtre direct était très proche des ancêtres lointains des Katiannidae, des Bourletiellidae et des Sminthuridae, en particulier de la lignée *Neosminthurus* — *Sphyrotheca*. La convergence apparente avec les Dicyrtomidae (Ant. IV aussi court ou plus court qu'Ant. III) est très superficielle ; rien d'autre n'indique que *Papirinus* et les Dicyrtomidae aient des affinités.

Répartition : elle confirme que ce genre est très ancien puisqu'il s'est réfugié en altitude, dans la zone intertropicale actuelle, et au Japon :

— *P. prodigiosus* Yosii, 1954 : Japon, entre 200 et 1 000 m.
— *P. leleupi* Delamare et Massoud, 1963 : Kivu, à l'extrême Est du Zaïre, à plus de 2 300 m.
— *P. ieti* Yosii, 1966 ; Népal, à plus de 2 000 m.
— *P. ankaratrensis* Betsch, 1974 : Madagascar, de 1 800 à 2 300 m.
— des espèces inédites de Madagascar, entre 1 600 et 2 300 m.
— une espèce signalée par Paclt (1959) comme *prodigiosus* mais qui est certainement une espèce nouvelle, d'Afrique du Sud, à Champagne Castle dans le Drakensberg, à plus de 2 000 m d'altitude.

F. — Famille des Dicyrtomidae.

Cette famille présente des caractères dont certains sont intermédiaires entre ceux des Katiannidae et ceux de l'ensemble Sminthuridae — Bourletiellidae : les filaments du tube ventral sont tuberculés et l'appendice anal est dirigé vers l'orifice anal, mais le rétinacle porte un tubercule basal et 3 dents par côté pendant tout le développement ; d'autres caractères sont originaux : la segmentation de l'antenne, la disposition très particulière des 3 trichobothries A, B et C sur le grand abdominal (« dicyrtomoid bothriotrichal pattern » de Richards), la structure de la papille portant la trichobothrie A, toujours dirigée vers l'avant, les sensilles à fossettes, les cellules sécrétrices de cire. Contrairement à la remarque de Stach (1957), le système trachéen existe, bien qu'extrêmement réduit ; il n'apparaît qu'une invagination assez courte à l'arrière de la tête. Le segment abdominal V est toujours compris dans le grand abdominal. Hüther, en 1965, chez *Dicyrtomina rufescens*, et, en 1967, chez *Dicyrtomina* (*Calvatomina*) *pseudorufescens*, indiquait un Abd. V séparé de l'Abd. IV ; sur des *Calvatomina* provenant de l'Inde, je n'ai pas retrouvé cette séparation ; de plus, le sensille à fossette en arrière de la trichobothrie C est à sa place habituelle. D'ailleurs, les figures de Hüther montrent que le petit abdominal n'est composé que de Abd. VI. Börner (1906) a posé les fondements de la systématique de la famille ; normalement, le caractère — 2 ou 3 épines tibiotarsales sur P_3, en feuille de chêne ou non — n'aurait pas dû conduire à certaines confusions entre *Ptenothrix* et *Dicyrtoma*.

Par la suite, Stach (1957) fait la synthèse des connaissances de l'époque en incluant *Papirioides* Folsom, 1924, *Gibberathrix* Uchida, 1952 et en créant *Pseudodicyrtomina*. Il montre l'importance de la chétotaxie du segment anal, au niveau spécifique.

Murphy (1960), chez *Dicyrtomina oryzae*, et Hüther (1965, 1967), chez *D. rufescens* et *D. pseudorufescens*, mettent en évidence des soies spiniformes modifiées à la base du segment furcal des espèces de *Dicyrtomina* à petites soies réduites sur le vertex et la partie antérieure du grand abdominal.

En 1963, Yosii et Lee proposent un système rationnel de nomenclature des soies du segment

Source : MNHN, Paris

anal et de la dens de *Ptenothrix* lemelle. Ce système est étendu à *Dicyrtoma* et *Dicyrtomina* par Yosii et Ashraf (1965), Hüther (1965) et Yosii (1969).

Yosii (1966) définit le sous-genre *Calvatomina* avec *Dicyrtomina* (*Calvatomina*) *cruciata* Yosii, 1966 comme sous-générotype (bien qu'il ait déjà utilisé en 1965 le terme de *Calvatomina*). Je pense que *Calvatomina* Yosii, 1966, mérite le rang générique car il forme un groupe holotropical (cf. Rapoport 1968) homogène opposé à *Dicyrtomina*, holarctique.

En 1968, Richards définit avec une grande précision les caractères des genres classiques *Ptenothrix*, *Papirioides* (avec trichobothrie D à tous les stades du développement = Ptenothricini Richards, 1968), *Dicyrtoma* et *Dicyrtomina* (où la trichobothrie D n'existe qu'au premier stade = Dicyrtomini Richards, 1968). Hüther avait déjà noté ceci en 1965 sur quelques espèces et y voyait une possibilité de séparation des genres *Dicyrtoma* et *Ptenothrix*. Richards crée également *Bothriovulsus*, voisin de *Ptenothrix*, mais sans trichobothrie A. Il met bien en évidence l'intérêt de l'armement en trichobothries, en particulier en ce qui concerne la trichobothrie D ; comme il a déjà été dit en première partie, le développement des deux séries de Dicyrtomidae montre une différence assez londamentale dans l'extension du segment abdominal V : chez les Dicyrtomini, à partir du 2e stade, on peut observer le sensille à fossette qui accompagnait la trichobothrie D au premier stade aux 2/3 environ du grand abdominal. La conception de Richards est excellente et seuls quelques détails méritent d'être précisés.

Yosii (1969) considère *Pseudodicyrtomina* Stach, 1957 comme un groupe à l'intérieur de *Dicyrtomina* (*Calvatomina*). Il est vrai que le caractère extraordinaire de *Dicyrtomina trukana* Uchida, 1944 (5 articles antennaires) n'est pas présent chez les deux autres espèces, *verrucosa* Handschin, 1930 et *bombayensis* Yosii, 1966 ; mais les trois espèces montrent une bosse abdominale postérieure garnie de très fortes épines (ce serait, vis-à-vis de *Dicyrtomina*, un peu l'équivalent de *Papirioides* par rapport à *Ptenothrix*). Je n'ai vu aucun exemplaire et m'en tiendrai pour le moment aux vues de Yosii.

De plus, Yosii (1969, 1970 et 1977) considère que *Gibberathrix tsugarensis* Uchida, 1952 n'est en fait qu'un *Dicyrtomina* s. str. du groupe *minuta*. La redescription qu'il en donne, à partir de deux individus de la série type de Uchida, laisse apparaître une série de caractères pour le moins originaux : un rétinacle portant un tubercule basal et deux dents seulement par bras (la seule espèce de Dicyrtomidae dans ce cas), la trichobothrie A est apparemment absente (ce serait l'équivalent de *Bothriovulsus* dans les Dicyrtomini Richards, 1968), une chétotaxie dentale particulière où les soies externes et certaines soies dorsales sont ciliées. Ces caractères tout à fait particuliers permettent de conserver le genre *Gibberathrix*.

Définition des Dicyrtomidae.

Symphypléones caractérisés par : filaments exsertiles du tube ventral longs et tuberculés ; rétinacle portant, de chaque côté, un tubercule basal et trois dents (sauf *Gibberathrix tsugarensis* : deux dents) pendant tout le cycle vital ; Abd. V soudé à Abd. IV dans le grand abdominal ; disposition particulière des trichobothries A, B et C avec A sur une forte papille généralement annelée (« dicyrtomoid bothriotrichal pattern ») ; les trichobothries D ou A peuvent manquer chez l'adulte ; Ant. IV beaucoup plus court qu'Ant. III ; coudure de l'antenne entre Ant. II et Ant. III ; chétotaxie et subsegmentation d'Ant. III et Ant. IV évoluant au cours du cycle vital ; 8 + 8 ocelles ; trochanter métathoracique à 5 soies, sans organe ovale ni épine ; pas d'ergot capité ; appendices anaux de forme simple, dirigés vers l'orifice anal ; chétotaxie dentale évoluant au cours du cycle vital ; crêtes mucronales dentées ; pas de soie mucronale ; des caractères originaux comme les sensilles à fossette et les cellules dorsales sécrétrices de cire.

La clé de Richards (1968) est complétée ainsi :

a. Trichobothrie D présente à tous les stades ; 2 épines postérieures sur le tibiotarse de P_3..... Ptenothricini Richards, 1968.

a 1. Trichobothrie A présente.

a 11. Grand abdominal de forme normale..... *Ptenothrix* Börner.

a 12. Grand abdominal avec une protubérance postérieure..... *Papirioides* Folsom.

a 2. Trichobothrie A absente..... *Bothriovulsus* Richards, 1968.

Source : MNHN, Paris

b. Trichobothrie D absente du 2e stade à l'adulte ; 3 épines postérieures sur le tibiotarse de P_3.... *Dicyrtomini sensu* Richards, 1968.

b 1. Ongle à tunique non renflée et à pseudonychiae peu développés....*Dicyrtoma* Bourlet.

b 2. Ongle à tunique renflée et à pseudonychiae bien développés.

b 21. De nombreuses soies de la tête et du grand abdominal antérieur spiniformes ; soies basales sur le segment furcal normales.

b 211. Trichobothrie A présente..... *Dicyrtomina* Börner.

b 212. Trichobothrie A absente..... *Gibberathrix* Uchida. (et rétinacle à 2 dents et tubercule basal).

b 22. Toutes les soies de la tête et du grand abdominal antérieur courtes et fines ; certaines soies basales sur le segment furcal courtes et spiniformes.... *Calvatomina* Yosii.

Les caractères d'annellation (ou non) de la partie distale de l'Ant. III et de l'Ant. IV n'ont pas été utilisés dans cette clé car ils ne me paraissent pas sûrs ; chez les spécimens âgés de *Dicyrtoma fusca* et de *Dicyrtomina minuta*, la subsegmentation est presque aussi parfaite que chez les *Ptenothrix*.

a) *Ptenothrix* Börner, 1906.

Générotype : *Podura atra* Linné, 1758.

Diagnose : Ptenothricini présentant un armement normal en trichobothries (A, B, C, D), un grand abdominal de forme normale, sans protubérance, au moins des épines dans la zone interoculaire, la partie antérieure du grand abdominal et le segment anal, un ongle à tunique non renflée, deux épines « en feuille de chêne » postérieures sur le tibiotarse de P_3, des soies dentales postérieures (surtout externes et internes) spiniformes et fortement dentées.

Répartition (Yosii 1969) :

— un groupe holarctique (Amérique du Nord dont une espèce va jusqu'à Costa Rica, Europe, Mongolie, Corée, Japon) présentant une série d'épines céphaliques faciales, avez le type, *P. atra* ;

— un groupe holotropical ne présentant que deux épines faciales à apex arrondi : *gracillicornis* (Schäffer, 1898 ; Iles Salomon), *palawanensis* Yosii, 1969 (Philippines), *himalayensis* Yosii, 1966 (Népal), *murphyi* (Delamare et Massoud, 1964 ; Angola), *violaceopus* Hüther, 1967 (Soudan), *argentina* Delamare et Massoud, 1963 (Argentine) et *braziliensis* Delamare et Massoud, 1963 (Brésil). Depuis Yosii (1969), ont été décrits *Pt. keralae* Prabhoo, 1971 (Inde)et *P. utingae* Arlé et Guimarães, 1976 (Amazonie). Ces deux groupes forment peut-être deux genres distincts ; Yosii est le plus qualifié pour en décider.

b) *Papirioides* Folsom, 1924.

Générotype : *Papirioides jacobsoni* Folsom, 1924.

Diagnose : Ptenothricini présentant un armement normal en trichobothries (A, B, C, D), une protubérance dorsale postérieure plus ou moins allongée, garnie à son extrémité de fortes épines courtes, des soies spiniformes et des épines dans la zone interoculaire et faciale, la partie antérieure du grand abdominal et le segment anal, un ongle à tunique non renflée, deux épines « en feuille de chêne » postérieures sur les tibiotarses de P_3, des soies dentales spiniformes et fortement dentées.

La partie distale de la protubérance qui porte de fortes épines est uniquement composée d'énormes cellules glanduleuses.

Répartition : *jacobsoni* Folsom, 1924 (Inde, Sumatra, Formose, Japon), *mirabilis* (Denis, 1929 ; Chine du Sud, Formose, Japon), *dubia* (Folsom, 1932 ; Hawaï), *uenoi* Uchida, 1957 (Japon), *aequituberculatus* Stach, 1965 (Nord Vietnam). Une espèce voisine de *dubia*, à Madagascar, uniquement dans les zones forestières secondaires ; peut-être est-elle importée.

Source : MNHN, Paris

c) *Bothriovulsus* Richards, 1968.

Générotype : *Ptenothrix pineola* Wray, 1946.

Diagnose : Ptenothricini sans tricbobotbrie A et sans protubérance dorsale ; des épines dans la zone interoculaire, dans les parties antérieure et postérieure du grand abdominal et sur le segment anal ; ongle à tunique non renflée ; des épines dentées sur la dens ; d'après Richards, le tibiotarse de P_3 ne porte pas d'épine dentée (= en feuille de chêne ; peut-être 2 épines lisses ?).

Répartition : genre monospécifique, des U.S.A. (North Carolina).

d) *Dicyrtoma* Bourlet, 1843.

Générotype : *Papirius fuscus* Lubbock, 1873 (cf. Ellis et Bellinger, 1973 : le type fixé par Börner en 1906, *Sm. fuscus* Lucas, 1849 est, en fait, *Allacma fusca* ; la première description reconnaissable d'un *Dicyrtoma fusca* est de Lubbock, 1873).

Diagnose : Dicyrtomini présentant les trichobothries A, B et C, des épines dans les zones interoculaire et faciale, sur la partie antérieure du grand abdominal et le segment anal, un ongle à tunique non renflée et à pseudonychiae peu développés, trois épines postérieures finement dentées (et non pas en feuilles de chêne) sur le tibiotarse de P_3, des soies dentales latérales spiniformes et fortement dentées.

Répartition : Amérique du Nord, Europe, Pakistan occidental (Lahore, au Nord-Est du pays).

e) *Dicyrtomina* Börner, 1903.

Générotype : *Podura minuta* O. Fabricius, 1783.

Diagnose : Dicyrtomini présentant les trichobothries A, B et C, des épines dans les zones interoculaire et faciale, la moitié antérieure du grand abdominal et le segment anal, un ongle à tunique renflée et à pseudonychiae très développés, trois épines postérieures non dentées et à apex mousse sur le tibiotarse de P_3, des soies dentales latérales spiniformes et faiblement dentées.

Selon Yosii (1969), on peut y distinguer deux groupes :

— groupe *minuta* où le segment génital porte deux paires d'épines dorsales antérieures E_1 et E_2 ;

— groupe *leptothrix* où ces deux paires d'épines n'existent pas.

Les patterns de coloration jouent un rôle primordial dans la caractérisation des espèces, mais il semble que le problème soit à reprendre entièrement (Betsch-Pinot, inédit).

Répartition : Amérique du Nord, Europe, Japon.

Remarque : j'ai pu observer un paratype de *Dicyrtomina turbotti* Salmon, 1948 de Great King Island (Nouvelle-Zélande) qui est caractérisé, d'après Salmon, par un ongle sans tunique ni dent interne, mais avec une paire de fortes dents externes ; Ant. IV relativement long atteignant la moitié de la longueur de l'Ant. III ; tubules de l'organe sensoriel antennaire III longs ; « 4 lasiotriches sur le grand abdominal, la papille supérieure portant 2 lasiotriches ».

Ce paratype observé était un jeune individu (3e stade vraisemblablement) : l'ongle ne porte ni tunique renflée, ni dent interne, ni dent externe ; l'Ant. IV présente des proportions normales par rapport à Ant. III à ce stade (cf. première partie : plus un Dicyrtomide est jeune, plus son Ant. IV semble proportionnellement long ; de même, l'organe antennaire d'un III jeune est grand) ; j'ai vainement cherché la deuxième trichobothrie sur la papille portant A ; enfin, il semble qu'il n'existe pas de trichobothrie D et je n'ai pu trouver que deux épines postérieures sur les tibiotarses (tordus) de P_3. Il faudra attendre un nouveau matériel pour se prononcer sur cette espèce qui n'est peut-être pas un *Dicyrtomina*.

f) *Gibberathrix* Uchida, 1952.

Générotype : *Gibberathrix tsugarensis* Uchida, 1952.

Source : MNHN, Paris

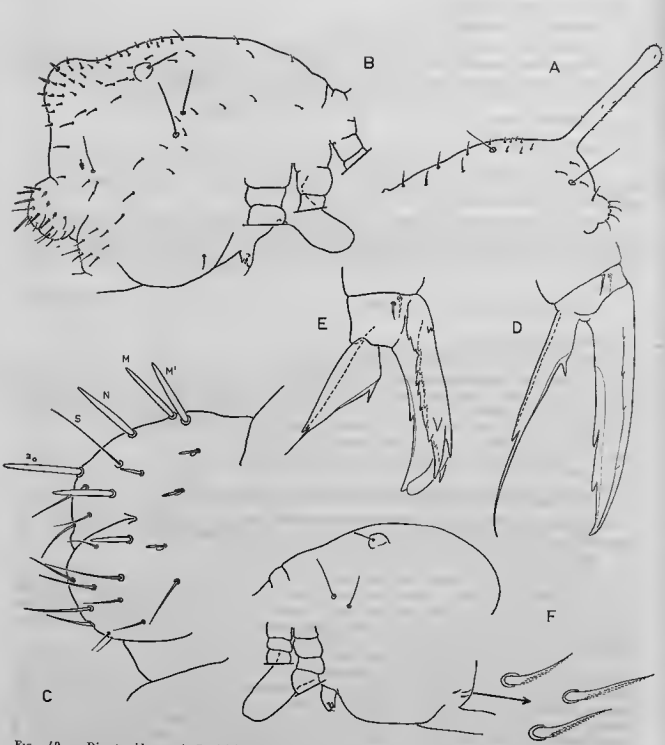

Fig. 49. — Dicyrtomidae. — A, *Papirioides jacobsoni* (d'après Yosii et Lee 1963). — B et C, grand abdominal et ptit abdominal de *Papirioides sp.* de Madagascar au troisième stade. — D, griffe postérieure de *Papirioides sp.* adulete, de Madagascar. — E, griffe postérieure de *Dicyrtomina ornata*. — F, grand abdominal et les soies modifiées du segment furcal de *Calvatomina sp.*, de l'Inde.

Source : MNHN, Paris

Diagnose : Dicyrtomini présentant les trichobothries B et C, des épines sur le vertex, dans les zones intercoculaire et faciale, la moitié antérieure du grand abdominal et sur le segment anal, un ongle à tunique renflée et à pseudonychiae très développés, trois épines postérieures courtes et à apex mousse sur le tibiotarse de P_3 ; sur la dens, les soies internes sont courtes et spiniformes, les soies postérieures (sauf les basales et la distale) et les soies externes sont plus ou moins spiniformes et ciliées. De plus, c'est le seul Dicyrtomide dont le rétinacle ne porte que deux dents sur le bras.

Répartition : genre monospécifique, du Japon.

g) Calvatomina Yosii, 1966.

Génératype : *Dicyrtomina* (*Calvatomina*) *cruciata* Yosii, 1966.

Diagnose : Dicyrtomini présentant les trichobothries A, B et C, des épines uniquement sur le segment anal, des soies courtes et fines sur la tête et dorsalement sur l'avant du grand abdominal, plusieurs paires de courtes épines dentées latéralement sur le segment furcal, un ongle à tunique renflée et à pseudonychiae très développés, trois épines postérieures non dentées et à apex mousse sur le tibiotarse de P_3, des soies dentales latérales spiniformes et faiblement dentées.

Je renvoie à Yosii (1966) pour la définition des quatre groupes de *Calvatomina*, d'après la chétotaxie du segment anal :

— groupe *bougainvillae* ;
— groupe *Pseudodicyrtomina* (avec la réserve indiquée précédemment ; c'est peut-être un bon genre) ;
— groupe *rufescens* ;
— groupe *formosana*.

Yosii n'a pas classé *C. calva* (Denis, 1948), le système de nomenclature des soies sur le segment anal ne s'appliquant qu'aux femelles adultes. Aux espèces mentionnées par Yosii (1966), il faut ajouter *C. trivandrana* Prabhoo, 1971. Récemment, Ellis (1974) a décrit *C. articulata* de l'Ile de Rhodes.

Répartition : Amérique du Sud (Surinam), Afrique (Gambie — Angola — Cameroun — Soudan), Asie du Sud-Est (Inde — Ceylan — Birmanie — Formose — Philippines — Okinawa), Japon, Iles du Pacifique (Iles Carolines — Iles Salomon). Certaines espèces d'Australie et de Nouvelle-Zélande (*andrewarthai* Womersley, 1932, *superba* Salmon, 1943) font certainement partie des *Calvatomina*. Le groupe est donc holotropical, avec une petite apophyse australienne et néo-zélandaise.

Calvatomina rufescens (Reuter, 1890) *sensu* Hüther, 1965, seule espèce du genre en Europe, provient uniquement des serres à Helsinki et en Suède (variété *discolor* Schött, 1902). Les variétés *virgata* Schött, 1927, du Cameroun, et *nivalis* Uchida, 1953, du Japon pourraient être, selon Stach (1957) et Hüther (1965), des espèces différentes.

G. — Famille des Sminthuridae.

Longtemps, les auteurs ont déclaré avoir du mal à distinguer les *Sminthurus* et les *Sphyrotheca* (Denis 1948, Stach 1956, Delamare et Massoud 1964). Les différences paraissaient trop faibles et, de plus, certaines combinaisons intermédiaires de caractères gênaient la distinction entre les deux genres ; enfin, certains caractères n'étaient pas considérés comme importants alors que, justement, ils sont très significatifs, en particulier l'armement en trichobothries que Richards a très bien défini.

Il faut dire, à la décharge de ces auteurs, que nous connaissons beaucoup plus de formes à l'heure actuelle, ce qui permet de voir des filiations évidentes (*Papirinus*, bien que présentant des caractères de Katiannidae, *Neosminthurus*, *Lipothrix*, *Sphyrotheca* par exemple), et que certaines descriptions un peu rapides (3 trichobothries sur le grand abdominal de *Lipothrix*, au lieu de dire A et B courtes, C longue) ne permettent pas de faire une relation évidente avec un autre genre.

La morphologie et l'évolution des caractères à l'intérieur d'une lignée permet de diviser les *Sminthuridae* en deux séries phylétiques :

Source : MNHN, Paris

— le groupe *Neosminthurus, Lipothrix, Parasphyrotheca, Afrosminthurus, Sphyrotheca*, à antennes courtes, Ant. IV à subsegmentation absente ou imparfaite, une paire de soies néosminthuroïdes, une formule dentale antérieure absente ou courte et un mucron dont l'apex est échancré, la crête interne crénelée et la crête externe non crénelée = Sphyrothecinae, sous-famille nouvelle.

— le groupe *Sminthurus, Caprainea, Allacma, Temeritas, Austrosminthurus, Pararrhopalites, Disparrhopalites, Novokatianna*, à antennes relativement longues, Ant. IV à subsegmentation bien définie, sans soie néosminthuroïde, une formule dentale antérieure très généralement longue et un mucron à apex non échancré = Sminthurinae *sensu stricto*.

Les Sphyrothecinae ainsi définis n'ont des trachées plus ou moins développées que dans la tête, alors que les Smintburinae s. str. présentent souvent un système de trachées très développé dans la tête et le grand abdominal, avec un chiasma au niveau de Th. I.

Parmi les Sphyrothecinae, il convient de redéfinir le genre *Sphyrotheca* qui a été fort maltraité, mais dont Börner (1906) avait pourtant bien défini les deux sous-genres, devenus depuis deux genres autonomes :

— *Sphyrotheca* s. str., avec comme génèrotype *multifasciata* (Reuter 1878), caractérisé par la présence de la trichobothrie D à tous les stades du développement et l'absence de l'appendice mésothoracique en doigt de gant ;

— *Lipothrix*, avec comme génèrotype *lubbocki* (Tullberg 1872), où la trichobothrie D est absente sauf au premier stade, mais qui présente une paire d'appendices mésothoraciques en doigt de gant.

Par la suite, très peu d'auteurs suivirent cette voie, estimant que les différences étaient minimes et pratiquement, seul *Sphyrotheca* a été retenu, avec une diagnose combinant celles des deux genres, ce qui a conduit à une grande confusion. Richards (1968) a rétabli la distinction entre *Sphyrotheca* et *Lipothrix*, à ceci près qu'il inclut *Afrosminthurus* Delamare et Massoud, 1964 qui est un bon genre et *Sminthurotheca* Delamare et Massoud, 1964 qui est un ensemble hétérogène (son génèrotype est un *Sphyrotheca s. str.* et la deuxième espèce est un *Pararrhopalites*) dans le genre *Sphyrotheca*. *Sminthurotheca* ne doit évidemment pas être retenu.

De nombreuses descriptions sont très superficielles, en particulier en ce qui concerne l'armement en trichobothries des segments abdominaux. La préparation originale de *Sphyrotheca bernardi* Delamare, 1953, devenu le génèrotype de *Delatheca* Salmon, 1964, montre un armement en trichobothries typique de *Lipothrix*, une paire de vésicules mésothoraciques et une épine ailée prolongée par un filament sur le fémur de P_3 ; il s'agit donc incontestablement d'un *Lipothrix*. La réduction du nombre de cornéules (5 + 5 et non pas 2 + 2) n'est pas un caractère suffisant au niveau génèrique et le genre *Delatheca* n'a donc aucun fondement.

Une étude approfondie de *Lipothrix lubbocki*, comme celle de Stach (1956), et la figure 51 montrent que *Lipothrix* est très proche de *Neosminthurus* sensu Richards, 1968 et très différent de *Sphyrotheca* s. str. Le genre *Lipothrix* est encore, en fait, un archétype de la lignée *Papirinus* et *Neosminthurus*. Des *Sphyrotheca s. str.*, il convient donc d'éliminer *S. lubbocki* (Tullberg, 1872), *S. italica* Cassagnau, 1968 et *S. bernardi* Delamare, 1953 qui sont des *Lipothrix*, *S. aleta* Wray, 1953 qui, selon Richards (1968), serait également un *Lipothrix*, *S. quinseta* Salmon, 1954 qui est un Katiannidae, *S. magnasetacea*, Salmon, 1946 (= *Spinotheca magnasetacea* ; Stach 1956), *S. sphaera* Salmon, 1946 et *S. biniserrata* Salmon, 1951 (= respectivement *Sphaeridia sphaera* et *Sphaeridia biniserrata* ; Massoud et Delamare 1964), *S. stachi* Jeannenot, 1957 (= *Allacma fusca* ; Gisin 1960), *S. gisini* Delamare et Massoud, 1964 et *S. schalleri* Delamare et Massoud, 1964 (qui sont des *Neosminthurus* ; Massoud et Betsch 1972 ; Ellis 1974) et *S. hispida* Yosii, 1959 (qui est synonyme de *Neosphyrotheca fasciata* Salmon, 1951 ; Lawrence 1968).

Parmi les Sminthurinae *s. str.*, une remarque s'impose à propos de *Pararrhopalites* Bonet et Tellez, 1947 et *Neosphyrotheca* Salmon, 1964.

Pararrhopalites n'a longtemps été connu que par deux espèces du Mexique, l'une des grottes du Nuevo Léon, *P. anops* (0 + 0 ocelle), l'autre épigée du Guerrero, *P. oculatus* (2 + 2 ocelles). Une troisième espèce, *P. patrizii* Cassagnau et Delamare, 1953, est devenue le génèrotype de *Disparrhopalites* qui constitue une lignée totalement différente de *Pararrhopalites*.

Source : MNHN, Paris

En 1968, Lawrence décrivait une troisième espèce de *Pararrhopalites*, *popei*, des Iles Salomon (1 + 1 ocelles), épigée.

D'autre part, Salmon (1964) créait *Neosphyrotheca* pour l'espèce *Parasphyrotheca fasciata* Salmon, 1951. Lawrence (1968) a pu comparer un paratype de *N. fasciata* de Singapour (6 + 6 ocelles), les syntypes de *Sphyrotheca hispida* Yosii, 1959, de Singapour, et des topotypes des Iles Bismarck et Salomon (8 + 8 ocelles) ; *S. hispida* est la même espèce que *N. fasciata*. Dans le même travail, Lawrence décrit une nouvelle espèce épigée, *N. noonae*, des Iles Salomon (8 + 8 ocelles), ce qui l'amène à élargir un peu le cadre du genre *Neosphyrotheca*. J'ai personnellement récolté à Madagascar trois espèces au moins (inédites), très proches de *Neosphyrotheca noonae* Lawrence, 1968, à l'exception de la soie mucronale qui manque chez toutes les espèces malgaches et du nombre d'ocelles (8 + 8 pour l'une ; 3 + 3 pour les deux autres ; Fig. 52, E à J). Il convient d'y ajouter *Sminthurotheca villiersi* Delamare et Massoud, 1964 de l'Angola (8 + 8 ocelles).

Récemment, j'ai récolté en Guyane Française une espèce de *Pararrhopalites* très proche des deux espèces de Bonet et Tellez, à 2 + 2 ocelles (inédit ; Fig. 52, A à D). La comparaison de cette espèce avec les *Neosphyrotheca* ne permet pas de déceler des différences suffisantes pour séparer les deux genres ; en particulier, le critère du nombre d'ocelles invoqué jusque-là ne résiste pas à l'analyse des espèces des deux genres : les espèces malgaches inédites à 3 + 3 ocelles réduisent l'écart entre 2 + 2 ocelles au maximum chez *Pararrhopalites* et 6 + 6 ocelles au minimum chez *Neosphyrotheca*.

Je ne conserve donc que *Pararrhopalites* Bonet et Tellez, 1947 et mets *Neosphyrotheca* en synonymie avec lui.

Définition des Sminthuridae.

Symphypléones caractérisés par : à partir du deuxième stade, filaments exsertiles du tube ventral longs et tuberculés, et rétinacle portant, de chaque côté, un tubercule basal et deux dents ; disposition triangulaire inversée des trichobothries A, B et C ; les trichobothries D et B peuvent manquer chez l'adulte ; Ant. IV plus long qu'Ant. III et généralement subsegmenté ; coudure de l'antenne entre Ant. III et Ant. IV ; généralement 8 + 8 ocelles, mais la réduction de leur nombre peut aller jusqu'à 0 + 0 ; trochanter métathoracique portant 5 soies, deux organes ovales et, très souvent, une épine postérieure ; très rarement, des ergots capités ; une paire de soies prétarsales ; appendices anaux de forme généralement simple, dirigés vers l'orifice anal ; une ou deux crêtes mucronales dentées ; soie mucronale souvent présente.

Le caractère « organe antennaire III libre ou enfoui » a peut-être un intérêt phylétique certain, mais est d'une utilisation malaisée à cause des difficultés d'observation et des variations à l'intérieur d'un des genres ; il ne sera donc pas utilisé dans la clé ci-dessous.

Clé de détermination.

a. Une paire de soies néosminthuroïdes ; antenne assez courte ; formule chétotaxique dentale antérieure absente ou courte ; mucron à apex échancré, sans soie mucronale ; épine du trochanter métathoracique toujours présente ..... Sphyrothecinae ss-fam. nov.

a 1. Trichobothrie D absente à partir du deuxième stade ; vésicules mésothoraciques toujours présentes ;

a 11. Armement en trichobothries de l'adulte : A courte, C longue ; Ant. IV non subsegmenté ..... *Neosminthurus* Mills, 1934, *sensu* Richards, 1968.

a 12. Armement en trichobothries de l'adulte : A et B courtes, C longue ; Ant. IV subsegmenté ..... *Lipothrix* Börner, 1906.
(= *Delatheca* Salmon, 1964).

a 2. Trichobothrie D présente à tous les stades ; Ant. IV toujours subsegmenté ;

a 21. Des vésicules ou des tubercules sur le mésothorax.

a 211. Une paire de vésicules mésothoraciques ..... *Parasphyrotheca* Salmon, 1951.

a 212. Une rangée de tubercules mésothoraciques .....
Afrosminthurus Delamare et Massoud, 1964.

Source : MNHN, Paris

a 22. Ni vésicule, ni tubercule mésothoracique..... *Sphyrotheca* Börner, 1906.

b. Pas de soie néosminthuroïde ; antenne longue, bien subsegmentée ; formule chétotaxique dentale antérieure très généralement longue ; mucron à apex non échancré ; soie mucronale souvent présente..... Sminthurinae *s. str.*

b 1. Antenne très longue (28 à 46 subsegments sur Ant. IV)

b 11. Pas d'ergot capité sur les tibiotarses de P_2 et P_3 ; mâle sans caractère sexuel secondaire dans la chétotaxie du grand abdominal... *Temeritas* Delamare et Massoud, 1963.

b 12. Un ergot capité sur le tibiotarse des P_2 et P_3 ; un caractère sexuel secondaire affectant la chétotaxie du grand abdominal du mâle..... *Richardsitas* Betsch, 1975.

b 2. Antenne de longueur normale (moins de 20 subsegments sur Ant. IV).

b 21. Pas de soie postantennaire.

b 211. Des macrochètes sur Ant. III.

b 2111. Macrochètes de l'Ant. III uniquement dans le tiers basal ; appendice anal ramifié..... *Caprainea* Dallai, 1970.

b 2112. De très longs macrochètes au tiers basal (4) et au tiers distal (1) de l'Ant. III ; très longs macrochètes dorsaux ; appendice anal simple..... *Novokatianna* Salmon, 1944.

b 212. Pas de macrochètes sur Ant. III.

b 2121. Des macrochètes sur la tête et le grand abdominal ; nombre d'ocelles variable (0 à 8 par côté)..... *Pararrhopalites* Bonet et Tellez, 1947.

b 2122. Uniquement des soies normales sur la tête et le grand abdominal.

b 21221. Formule dentale antérieure assez courte (3, 2, 2, 1 ... 1) ; mucron finement denté ; ongle typique.. *Disparrhopalites* Stach, 1956.

b 21222. Formule dentale antérieure longue (3, 2, 2, 2, 2, 1, 1) ; mucron à dents grossières ; ongle creusé d'une cavité latérale..... *Gisinurus* Dallai, 1970.

b 22. Une paire de soies postantennaires.

b 221. Épine du trochanter métathoracique présente ; une paire de glandes à l'arrière du grand abdominal, à partir du 2e stade..... *Allacma* Börner, 1906.

b 222. Pas d'épine sur le trochanter métathoracique ; pas de glande abdominale postérieure..... *Sminthurus* Latreille, 1804, *sensu* Börner, 1906.

N.B. Le genre *Austrosminthurus* Delamare et Massoud, 1963 a été défini d'après un seul exemplaire très jeune, au deuxième stade ; étant donné l'insuffisance de la description et l'état de la préparation et bien qu'il existe un caractère original, la trichobothrie D épaisse et ciliée, il est difficile pour le moment de comparer ce genre aux autres, du moins par les caractères généraux importants. Il n'est donc pas inclus dans cette clé jusqu'à sa description sur un matériel important. On peut tout de même le classer parmi les Sminthurinae s. str.

1. — *Sphyrothecinae.*

a) *Neosminthurus* Mills, 1934, *sensu* Richards, 1968.

Générotype : *Sminthurus curvisetis* Guthrie, 1903.

Diagnose : Sphyrothecinae présentant un armement en trichobothries réduit à A courte et C longue et flexueuse en phases juvénile II et adulte ; une paire de vésicules mésothoraciques ; une paire de soies néosminthuroïdes ; une chétotaxie dorsale composée de soies typiques et de macrochètes

Source : MNHN, Paris

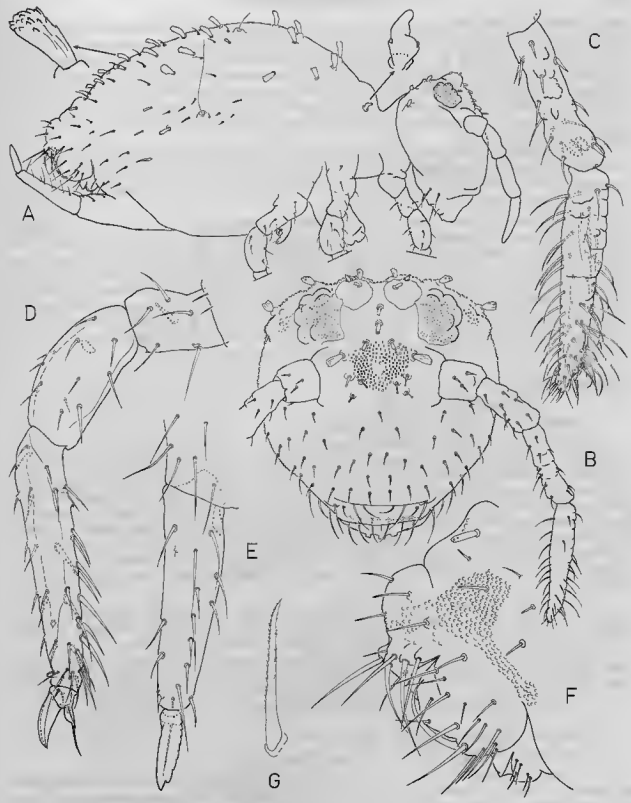

Fig. 50. — *Neosminthurus clavatus*. — A, allure générale. — B, chétotaxie céphalique. — C, articles antennaires III et IV. — D, patte postérieure. — E, furca. — F et G, petit abdominal de la femelle et appendice anal.

Source : MNHN, Paris

épais et dentés non disposés en doublet ; un petit abdominal peu distinct du grand abdominal ; deux vésicules interoculaires ; des macrochètes courts sur les zones interoculaire et frontale ; un Ant. IV avec seulement une amorce de subsegmentation et une chétotaxie très peu dense sur sa face externe ; une épine sur le trochanter de P_3 ; une protubérance postérieure molle sur le fémur de P_3 ; une chétotaxie tibiotarsale courte en face externe basale et comportant une soie subdistale externe arquée autour du tibiotarse ; une tunique renflée à la griffe ; une formule dentale antérieure très courte (1 .... 1) ; un mucron à apex échancré, sans soie mucronale ; une paire d'appendices anaux très courts chez le mâle (Fig. 50).

Selon Ellis (1974), la surface du corps de *Neosminthurus* est également recouverte d'organismes et de débris divers, comme *Papirinus*. On aura noté par ailleurs que plusieurs caractères sont très proches de ceux de *Papirinus* : l'armement en trichobothries, la chétotaxie dorsale, la morphologie et la chétotaxie de l'Ant. IV.

Répartition : ce genre comprend *N. curvisetis* (Guthrie, 1903 ; U.S.A.), *N. clavatus* (Banks, 1897 ; U.S.A.), *gisini* (Delamare et Massoud, 1964 ; Angola), *schalleri* (Delamare et Massoud, 1964 ; Pérou, en forêt de montagne), *mirabilis* (Yosii, 1965 ; Japon), *amabilis* (Yosii, 1965 ; Formose), *nataliciius* Ellis, 1974 (Iles d'Ibiza et Rhodes, en Méditerranée ; peut-être faut-il mettre ces récoltes en rapport avec le fait que ces deux îles sont très touchées par l'urbanisme et le tourisme). *N. purpureus* Scott, 1964 est un vrai *Neosminthurus*, mais il est impossible de situer l'espèce, tant la description est insuffisante. Richards (1968) indique plusieurs espèces inédites d'Amérique du Nord. De plus, il existe quelques espèces inédites du Gabon (Coineau réc.), du Dahomey (Mme Viennot réc.), du Nigéria (Lasebikan réc.) et de Guyane Française (Betsch réc.).

b) *Lipothrix* Börner, 1906.

(= *Delatheca* Salmon, 1965).

Générotype : *Sminthurus lubbocki* Tullberg, 1872.

Diagnose : Sphyrothecinae caractérisé par un armement en trichobothries composé de A courte, B courte et C longue et flexueuse à partir du troisième stade (B étant absente au deuxième stade) ; une paire de vésicules mésothoraciques ; une paire de soies néosminthuroïdes ; une chétotaxie dorsale composée de macrochètes épais et dentés, de macrochètes relativement fins et à apex mousse et de quelques rares microchètes ; un petit abdominal peu distinct du grand abdominal ; des macrochètes sur les zones interoculaire et frontale ; un Ant. IV subsegmenté (1 basal et 4 intermédiaires + 1 distal), à chétotaxie très clairsemée sur le subsegment basal ; une épine sur le trochanter de P_3 ; une épine ailée prolongée par un filament sur le fémur de P_3 ; une formule dentale antérieure très courte ; un mucron à apex échancré, sans soie mucronale ; une paire d'appendices anaux très courts chez le mâle (Fig. 51).

Répartition : ce genre comprend *L. lubbocki* (Tullberg, 1872 ; Europe, Amérique du Nord), *L. italica* (Cassagnau, 1968 ; Italie) et *L. bernardi* (Delamare, 1953 ; Algérie) comb. nov. Selon Richards (1968), *Sphyrotheca aleta* Wray, 1953 (Porto-Rico) serait également un *Lipothrix*.

Lipothrix bernardi présente une relative cécité, mais il semble que le nombre de cornéules soit plus important que ne l'indique la diagnose originale : il existe 4, sinon 5, cornéules bien individualisées par côté ; de plus, les 3 soies ciliées signalées sur la tête semblent être un artefact, la médiane étant un macrochète épais et lisse, la paire latérale deux petites soies typiques.

c) *Parasphyrotheca* Salmon, 1951, *sensu* Salmon, 1964.

Générotype : *Parasphyrotheca magnificata* Salmon, 1951.

La description originale de Salmon a été complétée en 1965 par Yosii d'après 4 exemplaires provenant de Birmanie. Comme certains détails de la redescription de Yosii (sous le nom de *Lipothrix magnificata*) ne correspondaient pas avec la diagnose originale ou n'y avaient pas été mentionnés, j'ai demandé au Professeur Salmon de comparer le type de l'espèce avec la description de Yosii. Selon Salmon (communication personnelle, avec microphotographies à l'appui), les exemplaires décrits

Source : MNHN, Paris

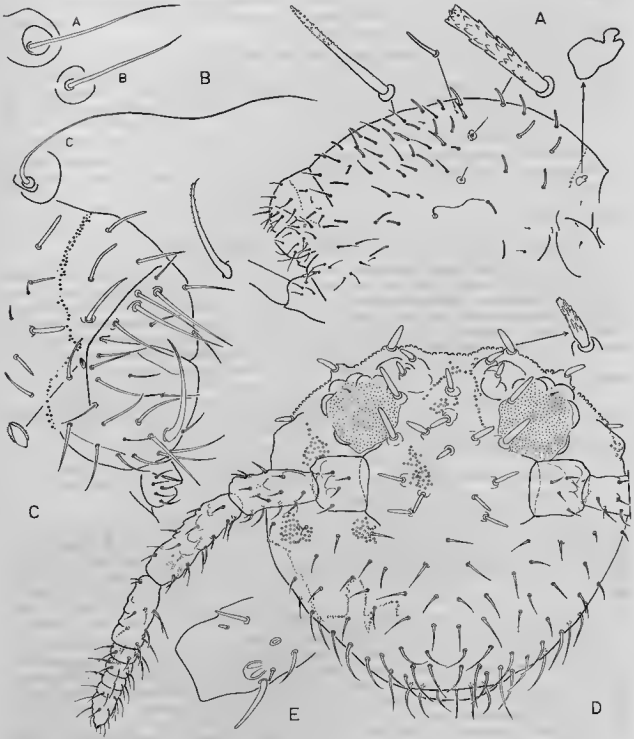

FIG. 51. — *Lipothrix lubbockf.* — A, chétotaxie dorsale. — B, les trois trichobothries abdominales. — C, petit abdominal de la femelle. — D, chétotaxie céphalique et antennaire. — E, organe sensoriel antennaire III.

Source : MNHN, Paris

par Yosii correspondent bien au genre *Parasphyrotheca* ; mais certains détails, en particulier les macrochètes au sommet de la tête et la chétotaxie dorsale de la dens, feraient des exemplaires de Yosii une espèce différente, très proche de *magnificata* ou alors les descriptions de Salmon et de Yosii représenteraient les mâles et les femelles d'une même espèce.

Diagnose : Sphyrothecinae caractérisé par un armement en trichobothries complet (A, B, C, D) en phases juvénile II et adulte, une paire de vésicules mésothoraciques, des macrochètes sur la tête et le grand abdominal, un Ant. IV subsegmenté (un subsegment basal, 8 intermédiaires, un distal), une épine et 5 soies sur le trochanter de P_3, un ongle à tunique renflée, un empodium prolongé par un épais filament empodial dépassant l'apex de l'ongle, une formule antérieure courte (1 .... 1 à 2, 2 .... 1), un mucron sans soie mucronale ; vraisemblablement une paire de soies néosminthuroïdes.

Répartition : *magnificata* Salmon, 1951 (Singapour et peut-être Birmanie), *subfusca* Salmon, 1951 (Singapour), *submagnificata* (Prabhoo, 1971 ; Inde) nov. comb. et *indica* (Prabhoo, 1971 ; Inde) nov. comb.

d) *Afrosminthurus* Delamare et Massoud, 1964.

Générotype : *Afrosminthurus gladiator* Delamare et Massoud, 1964.

Diagnose : Sphyrothecinae présentant un armement en trichobothries complet, avec A et B assez courtes, à partir du deuxième stade ; des rangées de tubercules sur le mésothorax et sur les zones jugales ; une paire de soies néosminthuroïdes ; des macrochètes de grande taille sur le grand abdominal (dont deux, antérieurs implantés sur des bosses) et sur la tête ; un petit abdominal nettement distinct du grand abdominal ; une épine sur le trochanter de P_3 ; une tunique renflée et un long filament empodial aplati ou ramifié ; une série dentale antérieure absente ou réduite à une courte pointe au tiers basal ; un mucron à apex échancré, sans soie mucronale ; une paire de très courts appendices anaux chez le mâle.

Répartition : genre connu de l'Angola (*A. gladiator*) et des Iles Salomon et Bismarck (*A. bufo* Lawrence, 1968) ; une espèce inédite du Nord-Est de Madagascar.

e) *Sphyrotheca* Börner, 1906.

(= *Sminthurotheca* Delamare et Massoud, 1964).

Générotype : *Sminthurus multifasciatus* Reuter, 1878.

Diagnose : Sphyrothecinae caractérisé par : un armement en trichobothries complet à partir du deuxième stade (avec B relativement courte et D présente à tous les stades du développement) ; petit abdominal (Abd. V + Abd. VI) nettement détaché du grand abdominal ; une paire de soies néosminthuroïdes ; des macrochètes sur le sommet de la tête et le grand abdominal ; Ant. IV à 12 verticilles de soies environ et à subsegmentation presque parfaite ; griffe généralement à tunique renflée ; une série dentale antérieure courte (2, 2, 1 .... 1, au maximum) ; mucron à apex échancré, sans soie mucronale ; un très court « appendice anal » chez le mâle. Il n'existe pas de vésicule mésothoracique.

Répartition : *multifasciata* (Reuter, 1878 ; Finlande, dans des serres ; Japon, dans la nature) ; *minnesotensis* (Guthrie, 1903 ; U.S.A.) ; *santiagoi* Yosii, 1959 (Malaisie), *vanderdrifti* Delamare et Massoud, 1964 (Surinam), *machadoi* (Delamare et Massoud, 1964 ; Angola), *bellingeri* Betsch, 1965 (Jamaïque), *formosana* Yosii, 1965 (Formose), *gangetica* Yosii, 1966 (Inde), *nepalica* Yosii, 1966 (Népal), *implicata* Hüther, 1967 (Soudan), *madagascariensis* Betsch, 1974 (Madagascar) ; plusieurs *Sphyrotheca* inédits, de Madagascar et de Guyane Française.

Sminthurus pseudofuscus Schött, 1901, de Nouvelle Guinée, avec une griffe à tunique renflée et 10 subsegments à l'Ant. IV, pourrait bien être un *Sphyrotheca*.

Provisoirement, je laisse *Sminthurus boneti* Denis, 1948 et *Sminthurus dawydoffi* Denis, 1948, tous deux d'Indochine, dans le genre *Sphyrotheca* (cf. Lawrence 1968 pour *S. dawydoffi*), malgré des griffes à tunica non renflée et un appendice anal curieux chez *S. boneti*.

Source : MNHN, Paris

2. — *Sminthurinae s. str.*

a) *Temeritas* Delamare et Massoud, 1963.

Générotype : *Sminthurus macroceros* Denis, 1933.

Diagnose : Sminthurinae présentant des antennes plus longues que le corps ; un quatrième article antennaire à très nombreux (28 à 46) subsegments ; des tubules de l'organe sensoriel antennaire III libres et disposés dans deux dépressions séparées ; un trochanter métathoracique portant 5 soies, des organes ovales et une épine ; pas d'ergot capité sur les tibiotarses de P_2 et P_3 ; la soie mucronale n'est pas constante ; sèrie dentale antérieure longue. Il n'existe pas de dimorphisme sexuel marquant dans ce genre (Fig. 57, H).

Remarque : le genre *Temeritas* a été exposé en 1956 par W. R. Richards dans une thèse ronéotypée, malheureusement non valide sur le plan bibliographique. En 1963, Delamare Deboutteville et Massoud, à propos d'une nouvelle espèce de ce genre, ont publié pour la première fois le nom de « *Temeritas* W. R. Richards » précaution qui leur semblait suffisante pour garantir la paternité du genre à Richards ; malheureusement, la diagnose du genre et le générotype ont été donnés sans mentionner explicitement, c'est-à-dire entre guillemets, qu'il s'agissait de la traduction du texte de Richards : aux yeux du Code de Nomenclature, *Temeritas* a été créé par Delamare et Massoun, 1963.

Répartition : genre holotropical (Rapoport, 1968 ; Najt, 1968), *macroceros* (Denis, 1933 ; Costa Rica, Gambie), *regalis* (Womersley, 1939 ; Australie du Sud) ; *elegans* (Womersley, 1939 ; Australie du Sud) ; *womersleyi* (Denis, 1948 ; Indochine, Inde) ; *tucumanensis*, Delamare et Massoud, 1963 (Argentine : Tucuman) ; *surinamensis* Delamare et Massoud, 1964 (Surinam) ; *angolensis* Delamare et Massoud, 1964 (Angola) ; *summelongicornis* (Uchida, 1965 ; Ile Iriomote, à l'est de Formose) ; *rapoporti* Najt, 1968 (Argentine : delta du Parana) ; *venezuelensis* Gomez Cova et Rapoport, 1972 (Venezuela) ; *amazonensis* Arlé et Oliveira, 1977 (Brésil ; Amazonie) ; *ormondae* Arlé et Oliveira, 1977 (Brésil ; Amazonie) ; *caatingae* Arlé et Oliveira, 1977 (Brésil ; Nord-Est).

J'ai également récolté très récemment un *Temeritas* proche de *macroceros* en Guyane Française.

Arrhopalites adelaidica Womersley, 1939, d'Australie, avec 8 + 8 yeux et des antennes très longues, pourrait bien être un jeune *Temeritas*.

Arrhopalites kilimandjaricus Wahlgreen, 1908, de la zone cultivée au pied du Kilimandjaro, avec 8 + 8 yeux, une antenne plus longue que le corps, un Ant. IV = 4,5 fois Ant. III et à très nombreux subsegments, pourrait également être un très jeune *Temeritas*.

Sminthurus pullus Denis, 1933 est vraisemblablement le premier stade d'un *Temeritas* (*macroceros* ?).

Sminthurus longipes Börner, 1907 est probablement aussi un *Temeritas* (Paraguay).

De plus, Richards (1968) signale une espèce inédite de Micronésie.

Enfin, Franz a récolté un *Temeritas* dans l'île de Chiloé, au Chili, à 800 km au Sud de Santiago, dans une relique de forêt tropicale (42°30' lat. Sud) : c'est la station la plus australe connue pour un *Temeritas*. Malheureusement, cet exemplaire est immature et en préparation de mue ; sa description est pratiquement impossible.

Description de *Temeritas* de Madagascar.

De très nombreuses « formes » dans les forêts denses humides (jusqu'à la limite supérieure de la forêt de moyenne altitude ; environ 1 800 m) et sèche de Madagascar. A signaler que les « formes » de *Temeritas* à antennes relativement longues (Betsch 1971) des forêts xérophiles du Sud de Madagascar sont en fait, des *Richardsitas* Betsch, 1975.

Les patterns de coloration constituent un excellent critère spécifique pour les *Temeritas* malgaches qui ont explosé en une multitude de formes selon les conditions écologiques (voir cinquième partie) tenant aux zones bioclimatiques (humide, subhumide et sèche), aux étages de végétation (forêt humide de basse et de moyenne altitude) et aux accidents topographiques (deux seuils à l'Est, fleuves à l'Ouest). Toutes ces formes sont morphologiquement très voisines ; tous les essais d'hybridation entre deux formes se sont révélés infructueux par impossibilité de maintenir les deux populations en vie dans un même terrarium.

Source : MNHN, Paris

Un certain nombre d'espèces malgaches seront décrites ici, mais l'ensemble des *Temeritas* de Madagascar ne pourra faire l'objet d'une publication globale qu'après une nouvelle prospection qui complètera celles déjà effectuées. Tous les holotypes et paratypes des espèces décrites ici sont déposés au laboratoire d'Écologie Générale du Muséum, à Brunoy.

Tous les *Temeritas* de Madagascar présentent sur le grand abdominal une ligne médiane antérieure caractéristique composée de 2 rangées de 13 carrés presque toujours colorés ; lorsqu'ils ne sont pas colorés, cette ligne caractéristique est tout de même très reconnaissable.

Les espèces décrites ici se distinguent facilement entre elles par leur pattern de coloration et leurs caractères chétotaxiques et morphologiques. Elles seront reprises ultérieurement dans un travail d'ensemble sur le genre qui fixera leurs relations phylétiques.

A noter que certains caractères génériques ne figurent pas dans les descriptions puisqu'ils sont évidents, en particulier l'épine sur le trochanter métathoracique, les sensilles libres de l'organe antennaire III, la série de soies dentales antérieures selon la formule 3, 2, 2, 2, 2, 1, 1, soie sa_3 très développée.

Temeritas soalalensis n. sp.
(Fig. 53, A à G).

Station. Mad. 1100 : Madagascar-Ouest. Forêt de Tongahibe (15 km NW de Soalala). Alt. 20 m. Forêt dense sèche ; à vue sous bois mort ; 6-2-1973 (A. Peyrieras). 37 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : de 1,2 à 2 mm pour les femelles ; 1,1 à 1,2 mm pour les mâles.

Coloration d'ensemble rouge vif avec quelques fines marbrures plus foncées sur les côtés du grand abdominal. Taches oculaires noires. Antennes de violet moyen (Ant. I) à foncé (Ant. IV).

Chétotaxie abdominale composée, en arrière des trichobothries A, B, C, de nombreux microchètes et d'une quarantaine de macrochètes longs, arqués, à apex peu émoussé.

Chétotaxie céphalique : répartition des macrochètes, voir figure ; 2 paires d'épines interoculaires. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 3 chez la femelle et 4,3 chez le mâle ; Ant. I : II : III : IV = 1 : 2,5 : 3,5 : 13 chez la femelle, 1 : 2 : 3,3 : 14 chez le mâle. 36 subsegments (1 + 34 + 1) sur l'Ant. IV.

Une ou deux soies spiniformes internes sur le tibiotarse des 3 paires de pattes. Empodium à dent externe (par rapport à la patte) et à filament ne dépassant pas l'apex de l'ongle sur P_1 et P_2.

Furca : série de soies antérieures 3, 2, 2, 2, 2, 1, 1. Mucron à apex arrondi ; une soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : soies circumanales peu épaissies ; appendice anal à apex légèrement denté ; soie sa_3 très développée ; 14 soies sur la valvule génitale. Mâle : environ 45 soies sur la valvule génitale ; de nombreuses soies des valves anales, principalement supérieure, présentent une base fortement épaissie.

Temeritas bergensis n. sp.
(Fig. 52, A et 53, H à M).

Stations : Madagascar-Ouest, entre le fleuve Sofia et le fleuve Mahajamba. Forêt dense sèche, à vue sous bois mort. Les trois premières stations sont notées par leur pK (point kilométrique) sur la route Ambondromamy — Mampikony — Port Bergé. — *Mad. 1060. Station typique* : forêt de Sarodrano. pK 122 ; alt. 140 m, 6-1-1970 (J. M. Betsch). 11 ex. ♀, ♂ et juvéniles. — *Mad. 1061* : forêt de Bemololo. pK 135 ; alt. 130 m, 13-1-1970 (J. M. Betsch). 2 ex. ♀. — *Mad. 1062* : forêt de Marosely. pK 142 ; alt. 130 m, 10-1-1970 (J. M. Betsch). 5 ex. ♀, ♂ et juvéniles. — *Mad. 1063* : forêt dense sèche sur plateau calcaire à 10 km de Port-Bergé sur R.N. 6. Alt. 150 m, 11-1-1970 (J. M. Betsch). 2 ex. ♀.

Description.

Taille : de 1,1 à 1,8 mm pour les femelles ; 0,9 à 1 mm pour les mâles.

Coloration : sur fond jaune, trois bandes violet très foncé à noir dont l'antérieure interrompue au sommet du grand abdominal.

Source : MNHN, Paris

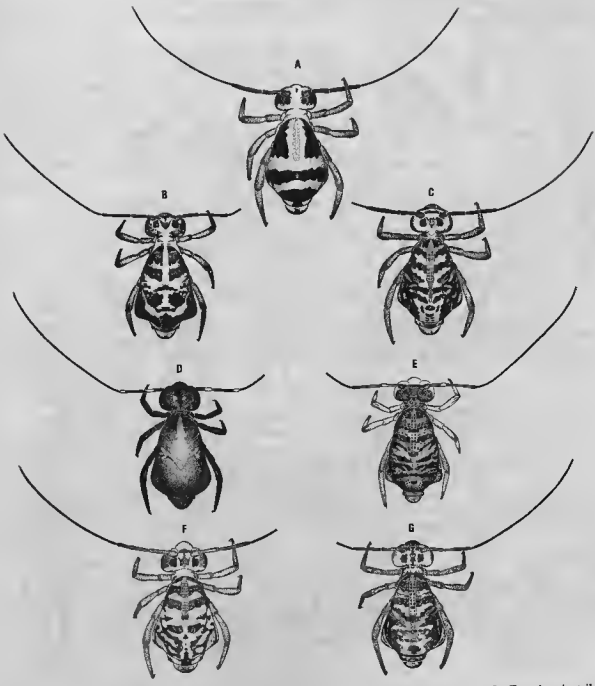

FIG. 52. — Pattern de coloration de *Temeritas* de Madagascar. — A, *T. bergensis* n. sp. — B, *T. ankarafantsikensis* n. sp. — C, *T. antongilensis* n. sp. — D, *T. ampasimbensis* n. sp. — E, *T. perinetensis* n. sp. — F, *T. manantenimensis* n. sp. — G, *T. anosyennensis* n. sp.

Source : MNHN, Paris

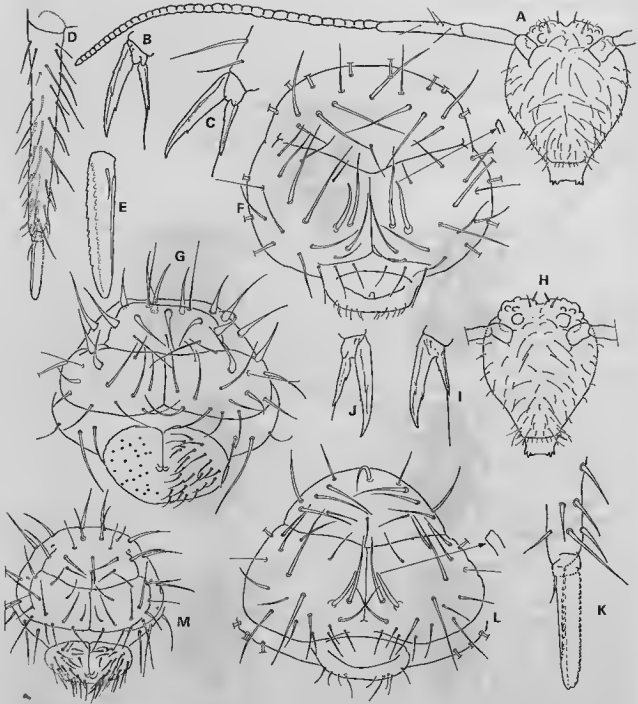

FIG. 53. — A à G, *Temeritas soalalensis* n. sp. — A, tête et antenne de la femelle. — B, griffe antérieure. — C, griffe postérieure. — D, furca. — E, mucron de profil externe. — F, petit abdominal de la femelle. — G, petit abdominal du mâle. — H à M, *Temeritas bergensis* n. sp. — H, tête de la femelle. — I, griffe antérieure. — J, griffe postérieure. — K, mucron. — L, petit abdominal de la femelle. — M, petit abdominal du mâle.

Source : MNHN, Paris

Chétotaxie abdominale : en arrière des trichobotbries, une vingtaine de macrochètes raides, épais et à apex émoussé.

Chétotaxie céphalique : macrochètes faciaux assez peu différenciés ; 2 paires d'épines interoculaires. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 3,1 chez la femelle et 4,25 chez le mâle ; Ant. 1 : II : III : IV = 1 : 2,1 : 3,1 : 11 chez la femelle, 1 : 2,1 : 3,9 : 13,8 chez le mâle. 31 ou 32 subsegments sur l'Ant. IV.

Deux épines tibiotarsales internes sur les 3 paires de pattes. Empodium à dent externe et à filament ne dépassant l'apex de l'ongle que sur P_1 et P_2.

Furca : soies dentales internes et postérieures distales épaissies. Mucron à apex légèrement échancré ; une soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : soies circumanales peu épaissies ; appendice anal à apex légèrement denté ; sa_3 très développée ; 8 à 10 soies sur la valvule génitale. Mâle : de nombreuses soies moyennement renflées à leur base ; de 40 à 45 soies sur la valvule génitale.

Remarque : deux exemplaires juvéniles sont provisoirement rattachés à cette espèce ; ils proviennent de :

• *Mad. 829* : Madagascar-Ouest. Réserve naturelle de l'Ankarafantsika ; Ampijoroa. Forêt dense sèche, à vue sous bois mort ; alt. 100 m ; 23-3-1967 (J. M. Betsch). 1 ex. juvénile.

• *Mad. 1058* : Madagascar-Ouest. Forêt de Manamby (10 km à l'Est de Mahabo). Forêt dense sèche sur sol argileux, à vue sous bois mort ; alt. 150 m ; 11-12-1969 (J. M. Betsch). 1 ex. juvénile.

Temeritas ankarafantsikensis n. sp.
(Fig. 52, B et 54, A à G).

Stations : Madagascar-Ouest ; réserve naturelle de l'Ankarafantsika. Forêt dense sèche, à vue sous bois mort. — *Mad. 830. Station typique* : Ampijoroa ; alt. 80 à 100 m, 21-3-1967 (J. M. Betsch). 47 ex. ♀, ♂ et juvéniles. — *Mad. 835* : pK 6 sur la piste Ste Marie — Bevazaha ; alt. 200 m, 22-3-1967 (J. M. Betsch). 7 ex. ♀.

Description.

Taille : de 1,2 à 1,8 mm pour les femelles, 1 à 1,1 mm pour les mâles.

Coloration : cf. habitus ; tout en nuances du marron. Les 13 paires de cellules de la ligne dorsale médiane sont incolores.

Chétotaxie abdominale : en arrière des trichobothries, une quinzaine de longs macrochètes arqués, moyennement épaissis, à apex pointu, et des microchètes.

Chétotaxie céphalique : répartition des macrochètes, voir figure ; 2 paires d'épines interoculaires. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 4,2 chez la femelle et 4,75 chez le mâle ; Ant. 1 : II : III : IV = 1 : 2,3 : 3,3 : 14,5 chez la femelle, 1 : 2,5 : 4 : 17 chez le mâle. 36 subsegments sur l'Ant. IV.

Empodium à dent peu développée et à filament fin dépassant à peine l'apex de l'ongle sur P_1 et P_2.

Furca : soies dentales internes et postérieures distales légèrement spiniformes. Mucron à apex un peu écbancré ; une soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : environ 12 soies sur la valvule génitale. Mâle : pas de soie épaissie sur les valves anales ; de 35 à 40 soies sur la valvule génitale.

Temeritas antongilensis n. sp.
(Fig. 52, C et 54, H à M).

Stations : Madagascar Nord-Est ; baie d'Antongil jusqu'à la base du massif du Marojezy. Forêt dense bumide de basse altitude, à vue sous bois mort.

• Ivontaka : *Mad. 873* : alt. 150 m ; 6-7-1967 (J. M. Betsch et A. Peyrieras). 12 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

• Nandrasana : *Mad. 884* : alt. 50-100 m ; 10-7-1967 (mêmes récolteurs). 2 ex. ♀ et ♂.

Source : MNHN, Paris

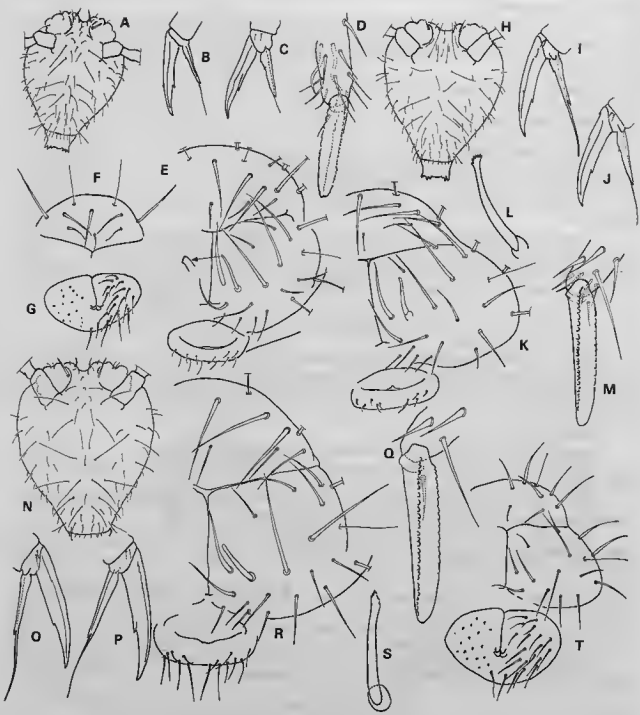

FIG. 54. — A à G, *Temeritas ankarafantsikensis* n. sp. — A, Chétotaxie céphalique. — B, griffe antérieure. — C, griffe postérieure. — D, mucron. — E, petit abdominal de la femelle. — F et G, valve anale supérieure et valvule génitale du mâle. — H à M, *Temeritas antongilensis* n. sp. — H, chétotaxie céphalique. — I, griffe antérieure. — J, griffe postérieure. — K, petit abdominal de la femelle. — L, appendice anal. — M, mucron. — N à T, *Temeritas marojezensis* n. sp. — N, chétotaxie céphalique. — O, patte antérieure. — P, patte postérieure. — Q, mucron. — R, petit abdominal de la femelle. — S, appendice anal. — T, petit abdominal du mâle.

Source : MNHN, Paris

• Iaraka : *Mad. 891* : alt. 50-350 m ; 12-7-1967 (mêmes récolteurs). 6 ex. ♀, ♂ et juvéniles. *Mad. 892* : *station typique*. Alt. 350-500 m ; 12-7-1967 (mêmes récolteurs). 18 ex. ♀, ♂ et juvéniles. *Mad. 1056* : alt. 700 m ; 17-11-1969 (mêmes récolteurs). 36 ex. ♀, ♂ et juvéniles. *Mad. 1065* : alt. 500 m ; 27-11-1969 (mêmes récolteurs). 61 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

• Nosy Mangabe : *Mad. 900* : alt. 30-330 m ; 15-7-1967 (mêmes récolteurs). 40 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

• Belalona : *Mad. 1012* : pK 55 sur route Sambava — Andapa, à la base du Marojezy. Alt. 100 m ; 8-11-1967 (A. Peyrieras). 26 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

• Maitsoarongana, vallée de l'Isikiory, à 37 km au N-W de Maroantsetra. *Mad. 1059* : alt. 600 m ; août 1967 (A. Peyrieras). 3 ex. ♀.

Description.

Taille : 1,2 à 2,2 mm pour les femelles et 1 à 1,2 mm pour les mâles.

Coloration : sur fond jaune, parfois brun moyen, des bandes formées d'hexagones violet-brun foncé ; voir habitus.

Chétotaxie abdominale : en arrière des trichobothries, environ 24 macrochètes longs, pointus, relativement fins et souples et des microchètes ; chez le mâle, la différence entre macro- et microchètes est peu nette.

Chétotaxie céphalique : macrochètes très longs ; une seule paire d'épines interoculaires, inférieures. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 5,7 chez la femelle et 6,4 chez le mâle ; Ant. 1 : II : III : IV = 1 : 2,5 : 4,6 : 19 chez la femelle, 1 : 2,3 : 4,5 : 19 chez le mâle. 42 à 44 subsegments sur l'Ant. IV.

Une épine interne sur les tibiotarses de P_2 et P_3. Empodium à dent externe et à filament dépassant l'apex de l'ongle sur les trois paires de pattes.

Furca : soies internes et postérieures distales spiniformes. Mucron à apex arrondi ; une soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : appendice anal à apex digité ; 10 soies sur la valvule génitale. Mâle : environ 32 soies sur la valvule génitale.

Temeritas marojezensis n. sp.
(Fig. 54, N à T).

Stations : Madagascar Nord-Est ; massif du Marojezy. Forêt dense humide, à vue sous bois mort. — *RCP. Mad. 4017* : alt. 500 m ; forêt dense humide de basse altitude ; 15-12-1972 (J. M. Betsch). 2 ex. ♀ et ♂. — *RCP. Mad. 4079* : alt. 600 m ; forêt dense humide de basse altitude ; 12-12-1972 (même récolteur). 14 ex. ♀, ♂ et juvéniles. — *RCP. Mad. 4111. Station typique* : alt. 1 300 m ; forêt dense humide de moyenne altitude ; 3-12-1972 (même récolteur). 58 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : 1,1 à 2,5 mm pour les femelles ; 1 à 1,2 mm pour les mâles.

Coloration rouge à marron-violet moyen presque uniforme ; les 13 paires de cellules de la ligne dorsale médiane sont bien visibles en violet.

Chétotaxie abdominale : une quinzaine de macrochètes longs, arqués, à apex pointu, et des microchètes en arrière des trichobothries.

Chétotaxie céphalique : macrochètes bien différenciés ; deux paires d'épines interoculaires dont les inférieures longues et assez effilées. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 4,15 chez la femelle et 5,9 chez le mâle ; Ant. 1 : II : III : IV = 1 : 2,6 : 4,9 : 19,2 chez la femelle, 1 : 2,5 : 4,7 : 18,8 chez le mâle. 43 à 46 subsegments sur Ant. IV.

Une seule épine tibiotarsale sur P_2 et P_3. Empodium sans dent externe et à filament dépassant nettement l'apex de l'ongle aux trois paires de pattes.

Furca : soies internes et postérieures distales spiniformes. Mucron à très légère encoche distale ; une soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : appendice anal à apex un peu élargi et denté ; 12-14 soies sur la

Source : MNHN, Paris

valvule génitale. Mâle : soies sommitales un peu renflées à la base ; une quarantaine de soies sur la valvule génitale.

Temeritas ampasimbensis n. sp.
(Fig. 52, D et 55, A à E).

Stations. Madagascar-Est. — *Mad. 950. Station typique* : Ampasimbe (pK 186 sur RN 2) ; alt. 450 m ; forêt dense humide de basse altitude, à vue sous bois mort ; 15-10-1967 (J. M. Betsch). 2 ex. ♀. — Environs de Périnet ; forêt dense humide de moyenne altitude. *Mad. 722* : Périnet ; alt. 900 m ; 24-10-1966 (J. M. Betsch). 1 ex. ♀. *Mad. 789* et *791* : 10 km au NE de Périnet ; alt. 1 050 m ; 8-2-1967 (J. M. Betsch). 13 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : 1,2 à 2 mm pour les femelles et 1,2 mm pour les mâles.

Coloration brun violet foncé avec une tache claire de surface et d'intensité variables selon les individus sur le sommet du grand abdominal.

Chétotaxie abdominale : environ 25 longs macrochètes à apex pointu et des microchètes en arrière des trichobothries.

Chétotaxie céphalique : macrochètes bien différenciés ; 2 paires d'épines interoculaires chez la femelle mais seule la paire inférieure subsiste chez le mâle. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 4,35 pour la femelle et 5,8 pour le mâle ; Ant. I : II : III : IV = 1 : 2,3 : 3,4 : 15,5 pour la femelle, 1 : 2,2 : 3,7 : 18 pour le mâle. 38 ou 39 subsegments sur Ant. IV.

Une épine tibiotarsale sur chaque patte. Empodium inerme sur P_2 et P_3 et à filament dépassant l'apex de l'ongle aux trois paires de pattes.

Furca : soies internes et postérieures distales spiniformes ; mucron à légère encoche distale et à soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : environ 12 soies sur la valvule génitale ; appendice anal à apex finement digité. Mâle : soies peu épaissies sur les valves anales ; 30 à 32 soies sur la valvule génitale.

Temeritas perinetensis n. sp.
(Fig. 52, E et 55, F à J).

Stations. Madagascar-Est. Environs de Périnet. Forêt dense humide de moyenne altitude, à vue sous bois mort (J. M. Betsch).

• Périnet ; alt. 900 m. *Mad. 724* : 23-10-1966. 2 ex. ♀ et juvéniles. *Mad. 766* : 6-12-1966. 9 ex. ♂ et juvéniles. *Mad. 793* : 9-2-1967. 1 ex. ♀.

• 10 km au NE de Périnet. *Station typique.* Alt. 1 050 m. *Mad. 792* : 8-2-1967. 5 ex. ♀, ♂ et juvénile.

• 8 km au N de Périnet ; alt. 900 m. *Mad. 706* : 27-1-1966. 8 ex. ♀ et juvéniles.

• pK 52 sur la piste d'Anosibe. *Mad. 794* : alt. 1 000 m ; 10-2-1967. 1 ex. ♀.

Description.

Taille : 1,1 à 2 mm pour les femelles et 1 à 1,2 mm pour les mâles.

Coloration : violet clair à très foncé par bandes constituées de polygones colorés presque jointifs ; voir habitus.

Chétotaxie abdominale : une vingtaine de longs macrochètes et des microchètes en arrière des trichobothries.

Chétotaxie céphalique : macrochètes assez bien différenciés ; 2 paires d'épines interoculaires. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 4,5 pour la femelle et 5,1 pour le mâle ; Ant. I : II : III : IV = 1 : 2,5 : 3,4 : 15,7 pour la femelle, 1 : 2,5 : 3,8 : 17,3 pour le mâle. 37 à 39 subsegments sur Ant. IV.

Une seule épine sur le tibiotarse de P_1, deux sur P_2 et P_3. Empodium inerme sur P_1 et à filament dépassant nettement l'apex de l'ongle à toutes les pattes.

Furca : soies internes et postérieures distales spiniformes ; mucron à encoche distale et à soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : une dizaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal à apex

Source : MNHN, Paris

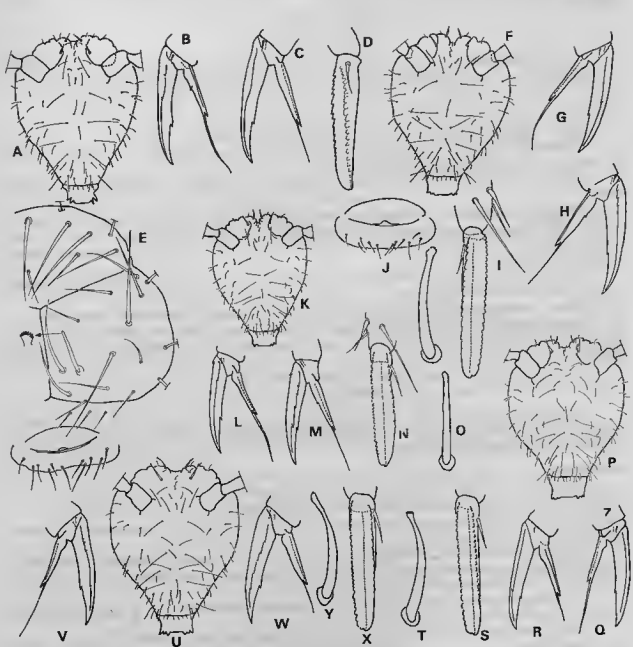

FIG. 55. — A à E, *Temeritas ampasimbensis* n. sp. — A, chétotaxie céphalique. — B, griffe antérieure. — C, griffe postérieure. — D, mucron. — E, petit abdominal de la femelle. — F à J, *Temeritas perinetensis* n. sp. — F, chétotaxie céphalique. — G, griffe antérieure. — H, griffe postérieure. — I, mucron. — J, appendice anal et valvule génitale de la femelle. — K à O, *Temeritas mantasoensis* n. sp. — K, chétotaxie céphalique. — L, griffe antérieure. — M, griffe postérieure. — N, mucron. — O, appendice anal de la femelle. — P à T, *Temeritas mananteninensis* n. sp. — P, chétotaxie céphalique. — Q, griffe antérieure. — R, griffe postérieure. — S, mucron. — T, appendice anal de la femelle. — U à Y, *Temeritas anosyennensis* n. sp. — U, chétotaxie céphalique. — V, griffe antérieure. — W, griffe postérieure. — X, mucron. — Y, appendice anal de la femelle.

Source : MNHN, Paris

finement denté. Mâle : environ 40 soies sur la valvule génitale ; soies peu épaissies sur la valve anale supérieure.

Temeritas mantasoensis n. sp.
(Fig. 55, K à O).

Station. Madagascar-Centre. *Mad. 965.* A 1 km à l'Est du lac de Mantasoa : Andrangoloaka. Alt. 1 350 m, forêt dense humide de moyenne altitude ; 1-3-1970 (J. M. Betsch). 7 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : 1,6 mm pour la femelle et 1 à 1,1 mm pour les mâles.

Coloration brun rouge à violet moyen sur le sommet du grand abdominal, nettement plus foncé latéralement. Tête claire, mouchetée de violet.

Chétotaxie abdominale : une seule paire de macrochètes (à l'arrière) bien différenciée des microchètes.

Chétotaxie céphalique : macrochètes assez bien différenciés ; 2 paires d'épines interoculaires à apex effilé. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 4,1 pour la femelle et 4,3 pour le mâle ; Ant. I : II : III : IV = 1 : 1,9 : 3,1 : 13,5 pour la femelle, 1 : 2,3 : 3,6 : 17,3 pour le mâle. 36 ou 37 subsegments sur Ant. IV.

Une épine tibiotarsale sur chaque patte. Empodium inerme sur P_1 et à filament dépassant l'apex de l'ongle sur toutes les pattes.

Furca : soies externes spiniformes ; mucron à petite encoche distale et à soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : une dizaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal à apex finement denté. Mâle : environ 40 soies sur la valvule génitale ; soies peu épaissies sur la valve anale supérieure.

Temeritas mananteninensis n. sp.
(Fig. 52, F et 55, P à T).

Station. Madagascar Sud-Est. *RCP. Mad. 2008* : forêt d'Analalava, près de Manantenina, à 95 km au N de Fort-Dauphin. Alt. 50 m ; forêt dense humide de basse altitude, à vue sous bois mort ; 7-12-1971 (J. M. Betsch). 4 ex. ♀ et ♂.

Description.

Taille : 1,1 à 1,8 mm pour les femelles et 1,1 mm pour le mâle.

Coloration : violet clair à foncé en bandes sur fond jaune.

Chétotaxie abdominale : une vingtaine de longs macrochètes arqués bien différenciés chez la femelle.

Chétotaxie céphalique : macrochètes peu différenciés ; deux paires d'épines interoculaires à apex effilé. Rapports antennaires chez la femelle ; Ant. : diag. céphal. = 5,1 ; Ant. I : II : III : IV = 1 : 2,7 : 3,9 : 18,5. 39 subsegments sur Ant. IV.

Une épine tibiotarsale sur chaque patte. Empodium inerme sur P_1 et à filament dépassant l'apex de l'ongle seulement sur P_1 et P_2.

Furca : soies dentales internes et postérieures distales spiniformes ; mucron à encoche distale et soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : une dizaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal à apex digité. Mâle : 35 soies environ sur la valvule génitale.

Temeritas anosyennensis n. sp.
(Fig. 52, G et 55, U à Y).

Stations. Madagascar Sud-Est. Versant Est du massif Nord des Chaînes Anosyennes. Forêt dense humide, à vue sous bois mort (J. M. Betsch).

• Alt. 100 à 800 m. *RCP. Mad. 2018* à *2026* : forêt dense humide de basse altitude. *Station typique* : *RCP. Mad. 2022*, alt. 200 m, 3-12-1971. 49 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Source : MNHN, Paris

• Alt. 1 050 m. *RCP. Mad. 2035* et *2040* : forêt dense humide de moyenne altitude. 29-11-1971. 24 ex. ♀, ♂ et juvéniles. 19 très jeunes *Temeritas* ont été récoltés également à 1 400 m et à 1 900 m d'altitude (*RCP. Mad. 2039* et *2052*) mais il est impossible de les rapporter de manière sûre à la présente espèce.

Description.

Taille : 1,2 à 2,2 mm pour les femelles et 1 à 1,1 mm pour les mâles.

Coloration : violet clair à foncé en bandes transversales à l'avant du corps ; voir habitus.

Chétotaxie abdominale : une quinzaine de macrochètes bien différenciés.

Chétotaxie céphalique : 4 épines interoculaires à apex effilé. Rapports antennaires ; Ant. : diag. céphal. = 4 pour la femelle et 4,8 pour le mâle ; Ant. 1 : II : III : IV = 1 : 2,2 : 3,5 : 14,5 pour la femelle, 1 : 2,2 : 3,8 : 15,5 pour le mâle. 36 subsegments sur Ant. IV.

Une épine tibiotarsale à chaque patte. Empodium inerme et à filament dépassant l'apex de l'ongle sur P_1 et P_2.

Mucron à petite échancrure distale et à soie mucronale.

Petit abdominal. Femelle : 10 à 12 soies sur la valvule génitale ; appendice anal à apex finement denté. Mâle : environ 35 soies sur la valvule génitale ; soies épaisses mais non renflées sur la valve anale supérieure.

b) *Richardsitas* Betsch, 1975.

Génèrotype : *Richardsitas najtae* Betsch, 1975.

Diagnose : Sminthurinae présentant des antennes plus longues que le corps ; un Ant. IV à 30 subsegments environ ; des tubules de l'organe antennaire III libres ; un trochanter métathoracique portant 5 soies, des organes ovales et une épine ; un ergot capité sur P_2 et P_3 ; une série dentale antérieure longue ; un mucron à deux crêtes dentées et à soie mucronale ; le revêtement dorsal de la femelle est constitué de soies typiques et de macrochètes alors que, chez le mâle, 3 ou 4 zones sont couvertes de nombreux phanères courts, sphériques ou en flamme de bougie, ce qui constitue un caractère sexuel secondaire (Fig. 57, 1).

Répartition : deux espèces à Madagascar Sud et Sud-Ouest, dans la zone bioclimatique subaride : forêt xérophile à Didiéréacées (*R. najtae*) et forêt dense sèche jusqu'à la latitude de Belo-sur-Tsiribihina (*R. griveaudi* Betsch, 1977).

Il est important de rechercher, surtout parmi les *Temeritas* australiens, si certaines espèces ne présentent pas les caractères de *Richardsitas*.

Jose M. Mari Mutt (communication personnelle, 1977) a trouvé, dans les collections du Musée de Chicago, une préparation ancienne d'un Sminthuridae à très longues antennes de Nouvelle-Calédonie dont les P_2 et P_3 présentent un ergot capité, comme chez *Richardsitas*. Mais la différence entre les biotopes de ces deux formes à Madagascar et en Nouvelle-Calédonie est très importante ; peut-être s'agit-il, en Nouvelle-Calédonie, d'un nouveau genre affine de *Temeritas* et de *Richardsitas* et qui constituerait une autre aventure de cette lignée.

c) *Pararrhopalites* Bonet et Tellez, 1947.

(= *Neosphyrotheca* Salmon, 1964).

Génèrotype : *Pararrhopalites anops* Bonet et Tellez, 1947.

Diagnose : Sminthurinae présentant un organe antennaire III plus ou moins enfoui ; une épine sur le trochanter métathoracique ; un nombre variable d'épines sur le vertex ; des macrochètes finement dentés sur le grand abdominal ; un appendice anal allongé, simple. Il n'existe ni soie postantennaire, ni glande dorsale. Parmi les caractères variables, on peut noter : un nombre d'ocelles allant de 0 + 0 à 8 + 8 (0, 1, 2, 3, 6, 8) ; de 9 à 14 subsegments à l'Ant. IV ; une formule dentale antérieure de 3, 2, 1 .... 1 ou 3, 2, 2, 1 .... 1 ou 3, 2, 2, 2, 1 .... 1 ; une ou deux crêtes mucronales dentées ; soie mucronale généralement absente (Fig. 56).

Répartition : *anops* Bonet et Tellez, 1947 (Mexique, Nuevo Léon, de grotte), *oculatus* Bonet et Tellez, 1947 (Mexique, Guerrero, épigé), *fasciatus* (Salmon, 1951 ; Singapour, Iles Salomon, épigé)

Source : MNHN, Paris

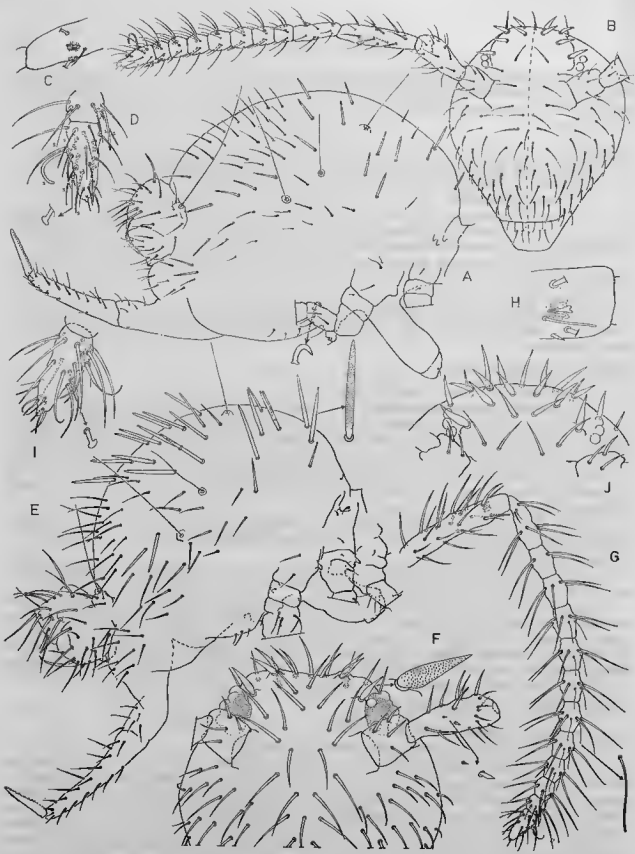

FIG. 56. — *Pararrhopalites*. — A à D, *Pararrhopalites sp.* de la Guyane française ; A, chétotaxie dorsale ; B, chétotaxie céphalique et antennaire ; C, organe sensoriel antennaire III ; D, apex de l'Ant. IV. — E à I, *Pararrhopalites sp.* 1, de Madagascar, à 8 + 8 ocelles ; E, chétotaxie dorsale ; F, chétotaxie céphalique ; G, Ant. III et Ant. IV ; H, organe sensoriel antennaire III ; I, apex de l'Ant. IV. — J, *Pararrhopalites sp.* 2, de Madagascar, à 3 + 3 ocelles : sommet de la tête.

Source : MNHN, Paris

nov. comb., *villiersi* (Delamare et Massoud, 1964 ; Angola, épigé) nov. comb., *popei* Lawrence, 1968 (Iles Salomon, épigé), *noonae* (Lawrence, 1968 ; Iles Salomon, épigé) nov. comb. ; 3 espèces malgaches inédites ; une espèce inédite du Maroc (J.-M. Thibaud réc.) ; une espèce inédite de la Guyane Française.

Pararrhopalites anops, mentionné par Prabhoo (1971) du Sud de l'Inde, est un *Arrhopalites* du groupe *caecus*.

d) *Sminthurus* Latreille, 1804, *sensu* Börner, 1906.

Générotype : *Podura viridis* Linné, 1758, fixé par Börner en 1906.

Diagnose : Sminthurinae présentant une soie postantennaire, un organe antennaire III enfoui, 4 macrochètes dans le tiers basal de l'Ant. III et une série dentale antérieure longue ; pas d'épine trochantérale sur la P_3 ; pas de glande à l'arrière du grand abdominal. Le tégument est, en général, fortement modifié sur la tête (aspect réticulé) et sur le grand abdominal (grains et connexions élevés en parois) à partir du deuxième stade. Au premier stade, le tégument est à grains primaires typiques dans un système hexagonal sur l'ensemble de la tête et du grand abdominal et la chétotaxie dorsale est réduite.

Sept espèces, *sylvestris* Banks, 1899, *flaviceps* Tullberg, 1871, *sensibilis* Börner, 1909, *guthriei* Stach, 1919, *lesnei* Carl, 1899, *bulgaricus* Rusek, 1965 et *gattoi* Stach, 1967, présentent de 1 à 3 longues soies tibiotarsales distales à apex capité. Betsch-Pinot (1976) a observé que la plaque génitale du mâle de *S. lesnei* était ornée de grains primaires typiques alors que, chez tous les *Sminthurus* à ergots non capités, cette ornementation était du type « digité ».

Il existe un grand nombre d'espèces de *Sminthurus*, une quarantaine environ. Mais, la bibliographie est encombrée de nombreux *Sminthurus* devenus depuis *Sphaeridia*, *Sminthurides*, *Arrhopalites*, *Sminthurinus*, *Bourletiella*, *Deuterosminthurus*, *Sphyrotheca*, ... (cf. Stach 1956) ; il faut également éliminer les espèces qui, depuis Stach 1956, ont vu leur statut modifié :

— *Temeritas* (Richards 1968 ; Najt 1968) : *denisi* (Womersley, 1932) ; *elegans* Womersley, 1939 ; *longipes* Börner, 1906 (?) ; *macroceros* Denis, 1933 ; *regalis* Womersley, 1939 ; *womersleyi* Denis, 1948 ;

— *Allacma* (Ellis 1973) : *gallicus* Carl, 1899 ;

— *Caprainea* Dallai, 1970 : *echinatus* Stach, 1930, *marginatus* Schött, 1893 et *bremondi* Delamare et Bassot, 1957 ;

— *Sphyrotheca* : *boneti* Denis, 1948 et *dowydoffi* Denis, 1948 ;

— parmi les espèces récemment décrites, *Sm. willincki* Delamare et Massoud, 1964 : *Katianna will.* nov. comb. ;

— *Sm. pullus* Denis, 1933, établi sur des caractères de premier stade pourrait bien être un jeune *Temeritas* (*macroceros* ?) : Ant. IV très long (un long subsegment basal et 18 subsegments) et organe antennaire III exposé ;

— *Sm. stylifer* Murphy, 1960, de Gambie, va être redécrit et représente un genre nouveau.

Répartition. A part les *Sm. viridis* introduits en Australie, en Afrique du Sud et en Argentine par exemple, et *Sm. multidentatus* Salmon, 1943 de Nouvelle-Zélande (peut-être un banal *Sminthurus* introduit), que des espèces de *Sminthurus* dans l'Hémisphère Nord, en régions paléarctique et néarctique.

N.B. : J'ai décrit un petit abdominal présentant une structure lamelleuse curieuse entre la valve supérieure et les valves inférieures chez *Sminthurus anomalus* (Betsch 1964). Il s'agit en fait d'une évagination d'une partie de l'intestin postérieur. Cette espèce est très proche de *S. medialis* mais la présence de la soie mucronale les sépare.

e) *Allacma* Börner, 1906.

Générotype : *Podura fusca* Linné, 1758.

Diagnose : Sminthurinae présentant une soie postantennaire, un organe antennaire III enfoui

Source : MNHN, Paris

et 4 macrochètes dans le tiers basal de l'Ant. III, une épine et 5 soies sur le trochanter de P_3, une série dentale antérieure longue et une paire de glandes dorsales à l'arrière du grand abdominal (les pores sont au niveau du tégument chez *A. fusca* et *A. koreana* Yosii et Lee, 1963 ; chez *A. gallica*, la glande est très proéminente) et un tégument profondément modifié en face dorsale à partir du deuxième stade.

Le tégument d'*Allacma* est très varié, mais on y retrouve rarement un arrangement normal en grains primaires ou secondaires ; la partie postérieure du grand abdominal est noyée dans une couche vraisemblablement cireuse. Le premier stade d'*Allacma fusca* et *gallica* montre un tégument tout à fait normal sur l'ensemble du corps (base 4), mais ne présente pas de glande dorsale ; de plus, sur l'arrière du grand abdominal, il n'existe que des microchètes, en nombre réduit. Le tégument de l'adulte, le revêtement complet en macrochètes et les glandes dorsales apparaissent dès le deuxième stade.

Remarque 1 : Richards indiquait que les 5 soies du trochanter de P_3 étaient plumeuses ; Ellis (1973) conteste ce caractère, au moins chez le générotype : ces 5 soies sont fortement dentées, mais, selon lui, pratiquement toutes les soies des *Allacma* le sont.

Remarque 2 : Yosii et Lee (1963) signalent deux orifices glandulaires près de l'ouverture génitale de la femelle ; en fait, il n'y a certainement pas d'orifice et ces « deux glandes » sont vraisemblablement les réceptacles séminaux qui sont internes.

Répartition : *A. fusca* (Europe), *A. gallica* (Carl, 1899) (Europe occidentale), *A. koreana* Yosii et Lee, 1963 (Corée). Yosii et Lee (1963) pensent que *Sminthurus purpurascens* (Mac Gillivray, 1894) est un *Allacma*, Maynard (1951) n'ayant pas vu les pores dorsaux.

f) *Caprainea* Dallai, 1970.

Générotype : *Sminthurus echinatus* Stach, 1930.

Diagnose : Sminthurinae présentant une série dentale antérieure longue, un organe sensoriel antennaire III enfoui, des macrochètes au tiers basal d'Ant. III, une épine trochantérale sur P_3, un appendice anal ramifié ; la structure de son tégument céphalique et dorsal est particulière : il est constitué de grains primaires avec, de place en place, un grain secondaire provenant de la déformation d'un hexagone de grains primaires. Pas de soie postantennaire, ni de glande dorsale. Le système trachéen est très rudimentaire. Ant. IV à 15 subsegments environ.

Répartition (Dallai 1972) : ce genre comprend *C. echinatus* (Stach, 1930 ; Europe Occidentale), *C. marginatus* (Schött, 1893 ; Europe) et *C. bremondi* (Delamare et Bassot, 1957 ; Madère).

g) *Novokatianna* Salmon, 1944.

Générotype : *Novokatianna cummyxa* Salmon, 1944.

Diagnose : Sminthurinae présentant un organe postantennaire III enfoui, 4 macrochètes dans le tiers basal et un macrochète dans le tiers distal de l'Ant. III, de très longs macrochètes dentés et quelques microchètes sur le grand abdominal, 13 à 15 subsegments à l'Ant. IV, des épines sur le sommet de la tête, 5 soies et une épine sur le trochanter de P_3, une formule dentale antérieure longue, une soie mucronale, un appendice anal simple. Il n'existe pas de soie postantennaire ni de glande abdominale (Fig. 57, A à G).

Répartition : 3 espèces de Nouvelle-Zélande : *cummyxa* Salmon, 1944, *venusta* Salmon, 1944 et *radiata* Salmon, 1946.

h) *Disparrhopalites* Stach, 1956.

Générotype : *Pararrhopalites patrizii* Cassagnau et Delamare, 1953.

Diagnose : Smintburinae présentant un organe antennaire III enfoui, une épine trochantérale, une série de soies dentales antérieures assez courte (3, 2, 2, 1 .... 1), de 5 + 5 à 8 + 8 ocelles, 12 subsegments sur l'Ant. IV, un ongle sans cavité latérale, un mucron finement denté. Il n'existe pas de macrochètes sur Ant. III, ni soie postantennaire, ni soie mucronale.

Source : MNHN, Paris

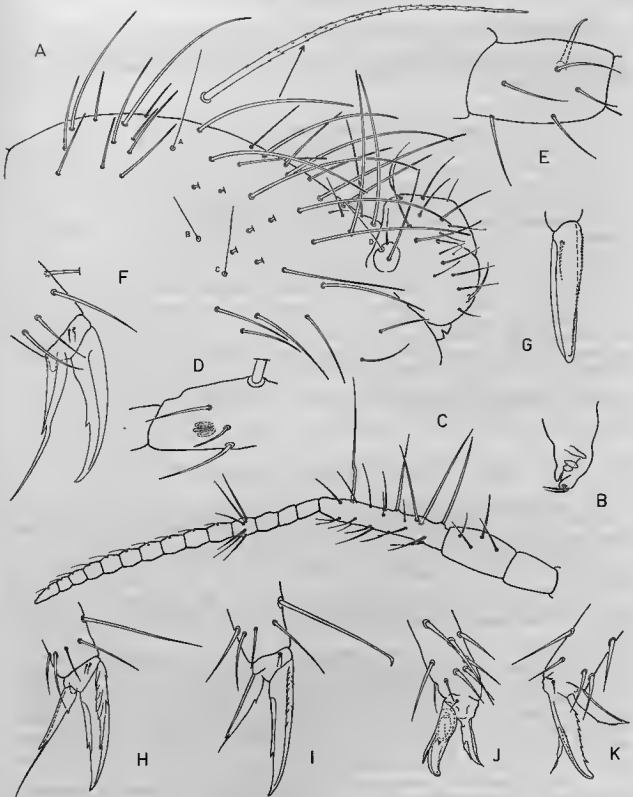

FIG. 57. — A à G, *Novokatianna* ; A, chétotaxie dorsale de *N. venusta* ; B, rétinacle de *N. cummyxa* ; C et D, antenne et organe sensoriel antennaire III de *N. radiata* ; E, F et G, trochanter, griffe postérieure et mucron de *N. venusta*. — H, *Temeritas sp.*, de Madagascar, griffe moyenne. — I, *Richardsitas najtae*, griffe postérieure (d'après BETSCH 1977). — J, *Gisinurus malatestai*, griffe postérieure (d'après DALLAI 1970). — K, *Disparrhopalites patrizii*, griffe postérieure (d'après DALLAI 1970).

Source : MNHN, Paris

Répartition : France, Grande-Bretagne, Italie, Crète, Madère, dans les grottes.

Note : Les genres *Disparrhopalites* et *Gisinurus* feront l'objet d'une note commune avec Dallai précisant les caractères génériques de chacun d'eux et l'attribution des divers spécimens connus à l'un ou à l'autre de ces genres.

i) *Gisinurus* Dallai, 1970.

Générotype : *Gisinurus malatestai* Dallai, 1970.

Diagnose : Sminthurinae présentant un organe antennaire III enfoui, une épine trochantérale, 8 + 8 ocelles, 15 subsegments sur l'Ant. IV, une série de soies dentales antérieures longue (3, 2, 2, 2, 2, 1, 1), un ongle creusé d'une importante cavité latérale, un mucron à denticulation grossière. Il n'existe ni soie postantennaire, ni soie mucronale, ni macrochètes sur Ant. III.

Répartition : Italie (Alpes Apouanes, épigé), France (grottes de Bournillon et de Lacave), Crète (grotte).

f) *Austrosminthurus* Delamare et Massoud, 1963.

Générotype : *Austrosminthurus mirabilis* Delamare et Massoud, 1963.

Diagnose : Sminthurinae présentant des tubules de l'organe antennaire III enfoncés dans une crypte relativement large, 8 + 8 ocelles, 3 paires de macrochètes sur le vertex, des antennes épaisses, une formule dentale antérieure longue (3, 2, 2, 2, 2, 1, 1), un mucron à une crête dentée et une soie mucronale, une griffe à tunique renflée et un long filament empodial, des trichobothries D épaisses, en massue, ciliées. Il n'y a pas de soie postantennaire.

Répartition : le genre, monospécifique, est connu par un individu jeune (au deuxième stade) de la Patagonie andine (Argentine).

H. — Famille des Bourletiellidae.

En 1901, Börner créait, à l'intérieur des *Sminthurus*, le sous-genre *Deuterosminthurus*. En 1906, il changeait ce nom en *Bourletiella* Banks qu'il élevait au rang de genre, avec un sous-genre, *Rastriopes*, caractérisé par une rangée de 5 ou 6 fortes « épines rastrales ».

Absolon (1907) crée le genre *Corynephoria* (et la sous-famille des Corynephoriinae) caractérisé par une protubérance dorsale, l'absence d'empodium et la présence de 4 ergots capités à chaque patte.

En 1912, Linnaniemi divise *Bourletiella* en deux genres : *Bourletiella* Banks s. Linnaniemi, dont les mâles présentent un « clasping organ » sur le segment anal, et *Deuterosminthurus* Börner *s.* Linnaniemi.

En 1947, Delamare Deboutteville crée les genres *Bovicornia* et *Prorastriopes*. Si *Bovicornia* était bien défini, grâce à certains points frappants de sa morphologie, *Prorastriopes* était très insuffisamment décrit : entre autres, la griffe et la chétotaxie des tibiotarses étaient très mal analysées ; une redescription du matériel montre que l'empodium est, en fait, constitué d'un épais filament et d'une forte pointe, côte à côte ; quant aux « épines simples et irrégulièrement disposées » des tibiotarses des trois paires de pattes, elles sont brusquement aplaties à leur extrémité et présentent donc un aspect tronqué (Betsch 1977 ; Fig. 19, 1).

Dans sa révision des Bourletiellini en 1955, Stach crée :

— *Andiella* caractérisé exactement par l'empodium et les soies tronquées que possède *Prorastriopes*, non décrits par son auteur ;

— *Polyclavella* pour *Deuterosminthurus batrachos* (qui est en fait *Katiannina* Maynard et Downs, 1951) ;

— *Aneuempodialis* pour *Deuterosminthurus cinereus* Womersley, 1932, caractérisé par rapport

Source : MNHN, Paris

à *Corynephoria* par l'absence d'ergot capité accessoire remplaçant l'appendice empodial et par l'absence de bosse sur le grand abdominal ;

— *Nasosminthurus* pour *Deuterosminthurus dimorphus* Womersley, 1932 dont le mâle présente un « nasal organ » au-dessus du labre et dont les crêtes postérieures du mucron sont faiblement crénelées ;

— *Heterosminthurus*, avec *Sminthurus insignis* comme générotype, comprenant les *Deuterosminthurus* dont l'empodium de la P_1 a une morphologie très différente de celui de la P_2 et de la P_3. Les *Deuterosminthurus* (Börner, 1901) *s.* Stach, 1955 ont un empodium identique aux trois paires de pattes.

La révision de Stach, 1956 maintient l'ensemble des conclusions de 1955 et y adjoint un nouveau genre, *Pseudobourletiella*, pour *Sminthurus spinatus* MacGillivray, 1893, caractérisé par un rétinacle à 3 dents et un appendice basal par côté et par de nombreuses soies longues sur les faces interne et externe de la dens. Stach notait également, en créant 2 espèces nouvelles de *Deuterosminthurus*, *circumfasciatus* et *albanicus*, que celles-ci faisaient partie du groupe de *D.* à long filament empodial.

Jeannenot (1956) redécrit *D. quinquefasciatus* trouvé dans un biotope artificiel surchauffé et montre que l'empodium et les épines tronquées sur les tibiotarses sont tout à fait identiques à ceux qui caractérisent *Prorastriopes* (caractères encore inconnus à l'époque) et *Andiella*.

Pour les formes européennes, Gisin (1960) retient 4 sous-genres dans *Bourletiella s. l.* :

— *Heterosminthurus* Stach, 1955. Type : *insignis* Reuter, 1876 ;

— *Faseiosminthurus* sgen. nov. Type : *Deuterosminthurus quinquefasciatus* Krausbauer, 1902, à long filament empodial ;

— *Bourletiella s. str.* : l'empodium porte un court filament subapical ; les mâles présentent un organe spécial sur l'Abd. VI ;

— *Deuterosminthurus* (Börner, 1901) *s.* Gisin, 1960. Type : *bicinctus* (Koch, 1840), sans filament empodial terminal.

L'étude de Jeannenot (1956) montrait immédiatement que *Faseiosminthurus* Gisin, 1960 n'était pas valide puisque son générotype présentait les caractères de *Prorastriopes* (= *Andiella*).

En 1960, Murphy décrit, à propos de *Bourletiella* (*Deuterosminthurus*) *savanna*, *B.* (*D.*) *violacea* et *Bovicornia uniformis*, des épines tibiotarsales distalement aplaties et recourbées.

En 1963, Delamare Deboutteville et Massoud créent une série d'espèces nouvelles d'*Andiella* et remarquent que *Deuterosminthurus quinquefasciatus* étudié par Jeannenot a tous les caractères d'*Andiella*. Ils notent que cette espèce, récoltée en France dans des biotopes inusuels, pourrait bien être une espèce importée. De plus, *Deuterosminthurus spathaceus* (Börner, 1907) serait vraisemblablement un *Andiella* ; l'analyse par Hüther (1969) du matériel original le démontre, bien que cet auteur, ne tenant pas compte des caractères de la griffe et des épines tibiotarsales, maintienne l'espèce dans *Deuterosminthurus*.

En 1964, Delamare Deboutteville et Massoud décrivent un *Prorastriopes* nouveau de l'Angola, *P. pauliani*. Cette espèce ne présente pas les caractères de l'empodium et des épines tibiotarsales de *P. pulchra* ; par contre d'autres caractères sont très originaux et en feront probablement un genre nouveau ; le type de l'espèce étant perdu, il faut attendre un nouveau matériel pour se prononcer.

En 1968, Richards réunit *Corynephoria* Absolon et *Aneuempodialis* Stach comme sous-genres de *Corynephoria*, *Aneuempodialis* ne représentant que le stade final de la réduction de l'appendice empodial amorcé depuis *Rastriopes*, *Deuterosminthurus*... De plus, il met en synonymie *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus* à l'intérieur du sous-genre *Deuterosminthurus s. str.* ; *Deuterosminthurus*, *Prorastriopes* et *Andiella* forment le genre *Deuterosminthurus*.

Le démenti à la synonymie *Deuterosminthurus* — *Heterosminthurus* viendra de la biologie : Bretfeld (1969 et 1970) trouve un comportement reproducteur caractéristique pour chacun des genres *Bourletiella*, *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus*, ce dernier présentant même deux variantes, l'une pour le groupe *insignis* — *novemlineatus*, l'autre pour le groupe *claviger* — *bilineatus*.

Source : MNHN, Paris

Betsch (1974, 1975, 1977) décrit 5 genres de Madagascar, *Bourletiellitas*, *Anjavidiella*, *Vatomadiella*, *Parabourletiella* et *Paulianitas*, ayant tous en commun une épine ailée distale sur le tibiotarse de P_1 et un mode de reproduction sans parade sexuelle, ce dernier point ayant fait l'objet d'une observation sur les trois premiers genres cités (Betsch 1974).

Greenslade (1977) effectue la révision de *Corynephoria* et établit les diagnoses précises de ce genre et d'*Aneuempodialis* ; Stach (1955) différenciait les deux genres par l'absence d'empodium chez *Aneuempodialis*. Or la description d'Absolon (1907) et la redescription de Börner (1913) sont formelles : l'empodium est absent et il existe 4 ergots capités chez *Corynephoria*. Selon Greenslade, Womersley (1932) serait responsable de l'homologie « 4e ergot capité = appendice empodial modifié en ergot capité fin » et la distinction entre les deux genres doit se baser dorénavant sur le nombre d'ergots capités (4 chez *Corynephoria*, 3 chez *Aneuempodialis*), l'armement en trichobothries (une seule trichobothrie sur le grand abdominal chez *Aneuempodialis*) et la réduction de la série de soies dentales antérieures chez *Aneuempodialis*.

La réduction de l'empodium étant largement amorcée chez d'autres genres de Bourletiellidae, entre autres *Bovicornia* et *Massoudia*, par la disparition des lamelles latérales et la réduction du corps empodial, il ne paraît pas utile de conserver la sous-famille des Corynephoriinae Absolon, 1907 (cf. déjà Börner, 1913 et Stach, 1956).

Enfin Betsch et Lasebikan (1979) isolent trois espèces de *Rastriopes*, *rastrifer* Denis, 1948, *vilhenai* Delamare et Massoud, 1964 et *interpositus* Hüther, 1967, dans le genre *Stenognathriopes* avec *S. hütheri* nouvellement décrit comme générotype.

Une étude approfondie de tous les caractères est indispensable à une bonne définition des genres. Les caractères sexuels secondaires, par leur médiocre valeur phylétique (de plus, ils ne caractérisent qu'un sexe), ne seront utilisés qu'accessoirement. L'analyse de tous les caractères montre que ceux qui concernent la chétotaxie tibiotarsale et la structure de la griffe sont essentiels (ceci est connu depuis longtemps mais a été utilisé selon un système trop sommaire) ; il s'y ajoute la morphologie des pièces buccales.

a) *Chétotaxie tibiotarsale* (Fig. 58).

Il existe 5 types d'épines (ou soies plus ou moins spiniformes) sur les tibiotarses :

— des épines coniques à section circulaire sur toute leur longueur, sans ordre sur la face interne du tibiotarse des 3 paires de pattes : *Bourletiella*, *Deuterosminthurus*, *Heterosminthurus*, *Pseudobourletiella*, *Rastriopes* (sauf les épines rastrales), *Bourletiellitas*, *Anjavidiella*, *Vatomadiella*, *Parabourletiella* et *Paulianitas* (chez ces 5 derniers genres, à l'exception de l'épine ailée distale de P_1) ;

— des épines à apex aplati, sans ordre sur la face interne du tibiotarse des 3 paires de pattes ; selon l'aplatissement plus ou moins long, brusque ou dissymétrique, on obtient la série suivante :

- *Corynephoria* : zone d'aplatissement courte, rectiligne ;
- *Nasosminthurus* : zone d'aplatissement assez longue, progressive, rectiligne ;
- *Bourletides* : zone d'aplatissement courte, recourbée ;
- *Bovicornia*, *Massoudia* et *Kaszabellina* : zone d'aplatissement longue, recourbée ;
- *Prorastriopes* (= *Andiella* et *Fasciosminthurus*) : zone d'aplatissement plus ou moins longue, mais l'aplatissement est brusque, ce qui donne un aspect tronqué.

— une série de 5 ou 6 épines sur la face postérieure des P_3, très fortes, assez aplaties sur toute leur longueur, non dentées ou bi- ou tridentées, en une ligne longitudinale (organe rastral) : *Rastriopes*. Toutes les autres soies spiniformes sont coniques ; Hüther (1969) signale au moins une épine à extrémité aplatie, chez *R. amphygya* (matériel original étudié par Börner, de Madagascar), que je n'ai pas retrouvée sur des *Rastriopes* typiques de Madagascar ;

— des épines tibiotarsales dentées qui sont la particularité de cinq espèces : *Prorastriopes pauliani*, *Stenognathriopes rastrifer*, *S. vilhenai*, *S. interpositus* et *S. hütheri*. Chez les deux premières espèces de *Stenognathriopes* mentionnées, il existerait, d'après leurs auteurs, un organe rastral aux 3 paires de pattes mais il est beaucoup moins net que chez les *Rastriopes* classiques. Il existe une rangée longitudinale d'épines dentées, mais presque toutes les épines internes le sont également, bien que plus faiblement ;

Source : MNHN, Paris

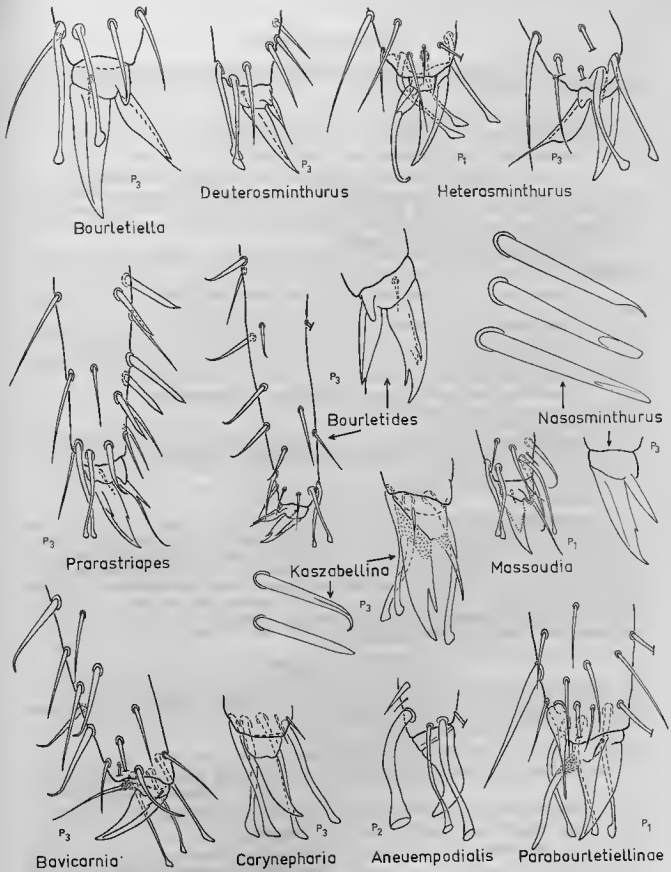

FIG. 58. — Caractères des épines tibiotarsales et des griffes des principaux genres de Bourletiellidae, chez *Bourletiella hortensis*, *Deuterosminthurus flavus*, *Heterosminthurus insignis*, *Prorastriopes maculatus* (d'après BETSCH 1977), *Bourletides wallacei*, *Nasosminthurus dimorphus*, *Massoudia griveaudi* (d'après BETSCH 1974), *Kaszabellina variabilis* (d'après BETSCH 1977), *Bovicornia greensladei*, *Corynephoria absoloni*, *Aneuempodialis cinereus* (d'après GREENSLADE 1977), *Anjavidiella ankaratrensis* (Parabourletiellinae, d'après BETSCH 1974).

Source : MNHN, Paris

— une épine ailée distale sur le tibiotarse de P_1 des deux sexes de *Bourletiellitas*, *Anjavidiella*, *Vatomadiella*, *Parabourletiella* et *Paulianitas*.

b) *Morphologie de la griffe* (Fig. 58).

En général, l'ongle ne présente pas de modification importante.

L'empodium par contre présente une série de modifications :

— les lamelles empodiales subsistent : *Bourletiella*, *Deuterosminthurus*, *Heterosminthurus* (bien que l'empodium de la P_1 ait une forme très différente de celui des P_2 et P_3), *Pseudobourletiella* (malgré la réduction très poussée de la taille de l'empodium des P_1 et P_2), *Nasosminthurus*, *Bourletides* ; les *Rastriopes* classiques et les espèces du genre *Stenognathriopes* présentent un empodium longuement triangulaire mais qui montre encore des lamelles.

— les lamelles empodiales ont disparu ; seul subsiste le corps empodial granuleux, avec un filament empodial prolongeant le corps ou partant en position subapicale :

- *Prorastriopes* : le corps empodial porte une forte pointe distale et un long filament subdistal ;
- *Kaszabellina* : une forte épine relativement courte prolonge directement le corps empodial ;
- *Bovicornia* et *Massoudia* : un long filament prolonge directement le corps empodial ;
- *Bourletiellitas*, *Anjavidiella*, *Vatomadiella* et *Parabourletiella* : le corps granuleux, plus ou moins important, se prolonge par une longue pointe ou un épais filament empodial.

— l'empodium a entièrement disparu : *Corynephoria* et *Aneuempodialis*.

c) *Morphologie des pièces buccales.*

Stenognathriopes rastrifer, *vilhenai*, *interpositus* et *hütheri* présentent des pièces buccales allongées, particulièrement la maxille ; ce genre montre une convergence remarquable sous ce rapport avec *Stenognathellus* Cassagnau, 1953.

Définition des Bourletiellidae.

Symphypléones caractérisés par : à partir du deuxième stade, filaments exsertiles du tube ventral longs et tuberculés et rétinacle portant généralement, de chaque côté, un tubercule basal et deux dents ; disposition linéaire des trichobothries A, B, C ; deux paires de trichobothries sur Abd. V ; Ant. 1V subsegmenté ; trochanter métathoracique portant 5 soies, deux organes ovales, mais pas d'épine ; de un à quatre ergots capités épais et appliqués contre la griffe dans leur moitié basale, sur chaque patte ; une seule soie prétarsale, antérieure ; série dentale antérieure très constante : 3, 3 (ou 2), 1, 1 .... 1 ; mucron de forme simple, à crêtes très généralement lisses ; il n'existe jamais de soie mucronale ; appendices anaux de la femelle dirigés vers l'orifice anal, de formes variées.

Clé de détermination.

Le dimorphisme sexuel secondaire ne caractérise la plupart du temps qu'un seul sexe ; il ne sera utilisé dans cette clé que si les deux sexes portent des caractères sexuels originaux ou comme caractère complémentaire.

a. Toutes les épines tibiotarsales internes sont coniques.

a 1. Empodium rudimentaire sur P_1 et P_2 ; rétinacle à tubercule basal et 3 dents..... *Pseudobourletiella* Stach, 1956.

a 2. Empodium de taille semblable aux trois pattes ; rétinacle à tubercule basal et 2 dents.

a 21. Empodium de forme identique sur les trois pattes.

a 211. Filament empodial présent ; « clasping organ » souvent présent sur Abd. VI chez le mâle..... *Bourletiella* Banks, 1899 *sensu* Linnaniemi, 1912.

a 212. Pas de filament empodial. *Deuterosminthurus* Börner, 1901 *sensu* Stach, 1955.

Source : MNHN, Paris

a 22. Empodium falciforme sur P_1, à lamelle très large sur P_2 et P_3..... *Heterosminthurus* Stach, 1955.

b. Certaines épines tibiotarsales ont des formes particulières.

b 1. Certaines épines tibiotarsales sont distalement aplaties sur les trois paires de pattes.

b 11. Empodium présent.

b 111. Empodium muni de lamelles.

b 1111. Un court filament empodial ; mâle portant des caractères sexuels secondaires sur la tête et les antennes..... *Bourletides* Betsch et Massoud, 1972.

b 1112. Pas de filament empodial ; mâle présentant un « nasal organ »..... *Nasosminthuras* Stach, 1955.

b 112. Empodium sans lamelle.

b 1121. Empodium granuleux portant une forte pointe et un long filament empodial ; épines tibiotarsales brusquement aplaties ; a_0 simple chez la femelle.. *Prorastriopes* Delamare, 1947. (= *Andiella* Stach, 1955 = *Fasciosminthurus* Gisin, 1960).

b 1122. Empodium granuleux directement prolongé par une forte épine n'atteignant pas l'apex de l'ongle, sans filament empodial ; a_0 bifide chez la femelle. *Kaszabellina* Betsch, 1977.

b 1123. Empodium granuleux directement prolongé par un fin filament dépassant l'apex de l'ongle ; a_0 bifide chez la femelle.

b 11231. a_0 seule bifide chez la femelle ; dimorphisme sexuel concernant la chètotaxie dorsale..... *Massoudia* Betsch, 1974.

b 11232. a_0 et a_1 au moins sont bifides chez la femelle ; dimorphisme sexuel concernant la tête et l'antenne..... *Bovicornia* Delamare, 1947.

b 12. Pas d'empodium.

b 121. 4 ergots capités à chaque patte ; 3 trichobothries sur le grand abdominal.... *Corynephoria* Absolon, 1907.

b 122. 3 ergots capités à chaque patte ; une seule trichobothrie sur le grand abdominal. *Aneuempodialis* Stach, 1955, *sensu* Greenslade, 1977.

b 2. Une série de 5 ou 6 fortes épines tibiotarsales disposées en ligne sur P_3 (organe rastral) ou de nombreuses épines dentées sur les trois paires de pattes.

b 21. Organe rastral typique sur P_3 ; pièces buccales normales. *Rastriopes* Börner, 1906.

b 22. Nombreuses épines dentées sur les trois paires de pattes ; pièces buccales allongées et étroites..... *Stenognathriopes* Betsch et Lasebikan, 1979.

b 3. Une épine ailée distale sur le tibiotarse de P_1.

b 31. Antenne très longue (Ant. IV à 30 subsegments environ) ; soies a_1, a_2, a_3 de forme complexe chez la femelle.

b 311. a_0 simple chez la femelle.

b 3111. Pas de caractère sexuel secondaire chez le mâle, en particulier sur les segments abdominaux..... *Bourletiellitas* Betsch, 1974.

b 3112. Un caractère sexuel secondaire sur le petit abdominal du mâle (11 soies fortement modifiées)..... *Paulianitas* Betsch, 1977.

Source : MNHN, Paris

h 312. a_0 bifide chez la femelle ; un caractère sexuel secondaire sur le grand abdominal du mâle..... *Parabourletiella* Betsch, 1975.

b 32. Antenne de longueur normale ; soies a_1, a_2, a_3 de forme simple chez la femelle.

b 321. Empodium prolongé par un épais filament dépassant l'apex de l'ongle..... *Anjavidiella* Betsch, 1974.

b 322. Empodium spiniforme, plus court que l'ongle.... *Vatomadiella* Betsch, 1974.

1. — *Épines tibiotarsales internes toutes coniques.*

a) *Pseudobourletiella* Stach, 1956.

Générotype : *Sminthurus spinatus* MacGillivray, 1893.

Ce genre constitue également un terme de passage entre les Symphypléones inférieurs et les Bourletiellidae, mais ici, les caractères de Bourletiellidae sont très nombreux et très nets. D'après les descriptions de MacGillivray (1893), Folsom (1934), Maynard (1951), Yosii et Lee (1963) et Richards (1968), sa diagnose est la suivante :

Bourletiellidae présentant un rétinacle à 3 dents et un tubercule basal par côté ; des filaments du tube ventral ne portant qu'une seule rangée de tubercules ; des épines tibiotarsales coniques ; 3 ergots capités à chaque patte ; un empodium pourvu de lamelles, de taille normale sur P_3, mais rudimentaire sur P_1 et P_2 ; Ant. IV à 17 subsegments ; de très nombreuses soies externes et internes longues et à ailette membraneuse sur la dens ; un mucron à crêtes lamelleuses ondulées ; petit abdominal à soie a_0 simple et à appendice anal long et simple chez la femelle. Un dimorphisme sexuel secondaire important chez le mâle : un « nasal organ » sur l'avant de la tête qui serait formé, selon Richards, d'évaginations du tégument et non pas de soies modifiées ; des épines sur le bord postérieur du grand abdominal, sur Abd. V et Abd. VI (Fig. 19, E et F).

Répartition. Genre monospécifique d'Amérique du Nord, de Corée et trouvé dans le Bas-Amazone par Arlé (1971).

b) *Bourletiella* Banks, 1899 *sensu* Linnaniemi, 1912.

Générotype : *Smynthurus hortensis* Fitch, 1863.

Diagnose : Bourletiellidae à soies tibiotarsales internes coniques, à empodium identique sur les 3 paires de pattes, muni de lamelles et d'un court filament subapical, à rétinacle pourvu d'un tubercule basal et de 2 dents ; sauf neutralisation phénotypique obligatoire ou facultative, un dimorphisme sexuel concernant le petit abdominal du mâle qui porte à son sommet un organe particulier constitué d'une proéminence médiane, de quelques épines et souvent d'un flagelle (cf. Bretfeld, 1970 : rôle dans le mode de reproduction).

Répartition : Genre très répandu en Europe et en Amérique du Nord ; il existe aussi en Argentine (vraisemblablement des espèces européennes importées), aux îles Fidji, et en Mongolie.

Sont évidemment à éliminer de ce genre toutes les espèces décrites sous le nom de *Bourletiella sensu lato*, regroupant des *Deuterosminthurus*, *Heterosminthurus*, *Prorastriopes*, *Rastriopes*.

Smynthurus luteus Lubbock, 1867 = vraisemblablement *Deuterosminthurus repandus* (Bretfeld 1970).

Le groupe d'espèces *radula*, *pruinosa*, *pistilla*, à neutralisation phénotypique facultative ou obligatoire des mâles et temporaire des femelles, constitue le sous-genre *Cassagnaudiella* Ellis, 1975. *Bourletiella mongolica* Betsch, 1977 ferait partie de ce sous-genre par les deux caractères — 3 paires de soies circumanales inférieures fortement épaissies chez la femelle et soie si2 dirigée vers l'avant chez le mâle —, mais aucune neutralisation phénotypique n'a été observée dans la population étudiée, tant chez les mâles que chez les femelles.

c) *Deuterosminthurus* Börner, 1901 *sensu* Stach, 1955.

Générotype : *Sminthurus bicinctus* (Koch, 1840).

Source : MNHN, Paris

Diagnose : Bourletiellidae à soies tibiotarsales internes coniques, à empodium identique sur les trois paires de pattes, muni de lamelles étroites, sans filament empodial ; sans dimorphisme sexuel (du type *Bourletiella*) sur le petit abdominal du mâle.

Répartition : Genre holarctique (Europe, Amérique du Nord) ; Costa Rica, Australie, Tasmanie.

D. carrerensis Rapoport et Bianco, 1962 est vraisemblablement un *Prorastriopes*.

D. alatipes Murphy, 1960 n'a pas l'empodium d'un *Deuterosminthurus*, plutôt celui d'un *Bourletiella*, mais le petit abdominal du mâle ne correspond pas à ce dernier genre.

Smynthurus luteus Lubbock, 1867 est un *Deuterosminthurus*, vraisemblablement *repandus* (Bretfeld 1970).

Arlé (1961 et 1971) a provisoirement classé dans le genre *Deuterosminthurus* trois espèces de l'Amazonie décrites par lui, *aueti, richardsi* et *salinensis*. Ces trois espèces sont caractérisées par une griffe originale et par un caractère sexuel secondaire sur le front du mâle ; la chétotaxie tibiotarsale ne semble correspondre ni à la série « épines coniques », ni à la série « épines aplaties ». Elles représentent un genre nouveau qui reste donc à établir par Arlé qui détient tout le matériel original.

d) *Heterosminthurus* Stach, 1955.

Générotype : *Sminthurus insignis* Reuter, 1876.

Diagnose : Bourletiellidae à soies tibiotarsales internes coniques, à empodium falciforme sur la P_1, large puis brusquement rétréci sur les P_2 et P_3, muni de lamelles empodiales sur les 3 paires de pattes, dépassant l'apex de l'ongle.

Les espèces se différencient très bien par leur pattern de coloration ; il existe par ailleurs d'importantes différences dans le dimorphisme sexuel secondaire, mais seuls les mâles peuvent être caractérisés de cette manière.

Répartition : Genre holarctique : Amérique du Nord, Europe, Japon.

Remarque : Bretfeld (1970) a décrit deux grands types de comportement reproducteur chez les *Heterosminthurus* :

— le groupe *insignis — novemlineatus*, à soies céphaliques sommitales plus fortes que les autres, mais restant toujours flexueuses ;

— le groupe *claviger — bilineatus*, à fortes épines raides sur le sommet de la tête, que les mâles introduisent dans la fente génitale de la femelle. L'auteur posait ainsi le problème de l'existence possible de deux sous-genres.

Dans un troisième groupe comprenant *H. undulans* Yosii et Lee, 1963, de Corée, et *H. nymphes* Yosii, 1970, du Japon, il existe 5 épais macrochètes en-dessous de la ligne d'insertion des antennes.

2. — *Plusieurs épines tibiotarsales internes distalement aplaties sur les 3 paires de pattes.*

a) *Prorastriopes* Delamare, 1947.

(= *Andiella* Stach, 1955
= *Fasciosminthurus* Gisin, 1960).

Générotype : *Prorastriopes pulchra* Delamare, 1947.

Diagnose : Bourletiellidae à épines tibiotarsales brusquement aplaties à leur apex (aspect souvent tronqué), disposées sans ordre sur la face interne des tibiotarses des 3 paires de pattes, à corps empodial granuleux, sans lamelle, portant une forte pointe et un long filament épais, à soie a_0 simple sur la valve anale supérieure de la femelle, à Ant. IV court (un subsegment basal + 5 intermédiaires, en général, + un distal).

Répartition : Genre pratiquement cosmopolite qui comprend : *pulcher* Delamare, 1947 (Sénégal), *risbeci* Delamare, 1947 (Sénégal), *virgulatus* (Skorikow, 1899 ; U.R.S.S. — Crimée, Sud de la France), *quinquefasciatus* (Krausbauer, 1902 ; Europe), *spathaceus* (Börner, 1907 ; Afrique — Ile Fundu,

Source : MNHN, Paris

près de Zanzibar et Soudan), *strigatus* (Stach, 1922 ; Slovaquie), *lacazei* (Denis, 1924 ; Sud de la France), *cingulus* (Bonet, 1934 ; Argentine, U.S.A. — Californie), *paryskii* (Stach, 1955 ; Andes de Patagonie), *domeykoi* (Stach, 1955 ; Andes de Patagonie), *circumfasciatus* (Stach, 1956 ; Albanie), *savannus* (Murphy, 1960 ; Gambie), *violaceus* (Murphy, 1960 ; Gambie), *pampeanus* (Rapoport et Bianco, 1962 ; Argentine), *patagonicus* (Delamare et Massoud, 1963 ; Argentine — Patagonie), *procingulus* (Delamare et Massoud, 1963 ; Argentine), *olivieri* (Delamare et Massoud, 1963 ; Argentine), *canariensis* Paclt, 1964 (Iles Canaries), *melanocephalus* (Dallai, 1966 ; Italie), *izarrae* (Najt, 1969 ; Argentine), *coronatus* Betsch, 1977 (Mongolie) et *maculatus* Betsch, 1977 (Mongolie). Plusieurs espèces inédites de Madagascar.

Bourletiella schultzei Börner, 1908, d'Afrique, *Rastriopes* (*Prorastriopes*) *fuscus* Yosii, 1960, de Nouvelle-Calédonie et *Deuterosminthurus carrerensis* Rapoport et Bianco, 1962, d'Argentine, sont très vraisemblablement aussi des *Prorastriopes*.

Par contre, *Prorastriopes pauliani* Delamare et Massoud, 1964, de l'Angola, n'est pas un *Prorastriopes*.

b) *Bourletides* Betsch et Massoud, 1972.

Générotype : *Bourletides wallacei* Betsch et Massoud, 1972.

Diagnose : Bourletiellidae à épines tibiotarsales présentant une zone d'aplatissement courte et recourbée, disposées sans ordre sur la face interne des tibiotarses des 3 paires de pattes, à empodium muni de lamelles et d'un court filament empodial subapical, à soies circumanales élargies mais non bifides chez la femelle, à rétinacle pourvu d'un tubercule basal et de 3 dents, à dimorphisme sexuel important affectant la tête (bosses interoculaires et clypéales) et l'antenne du mâle (Ant. II et III épaissis et portant des épines ; cette structure représente vraisemblablement un véritable organe d'accrochage).

Répartition : Genre monospécifique d'Australie N-O.

c) *Nasosminthurus* Stach, 1955.

Générotype : *Deuterosminthurus dimorphus* Womersley, 1932.

Richards (1968) indique que l'organe nasal de *Nasosminthurus* et de *Pseudobourletiella* sont homologues (ce qui est possible) et identiques (ce que la figure de Womersley dément). De nombreux caractères les distinguent par ailleurs, contrairement à l'opinion de Richards qui leur donne un ancêtre commun.

Diagnose : Bourletiellidae présentant des épines tibiotarsales distalement aplaties et rectilignes ; un empodium comportant au moins une lamelle, sans filament empodial ; des griffes semblables aux trois paires de pattes ; les deux lamelles dorsales du mucron faiblement crénelées ; une soie a_0 simple sur la valve anale supérieure de la femelle ; un « nasal organ » consistant en une vingtaine d'épines saillantes, au-dessus du labre du mâle (Fig. 40, C).

Répartition : Genre monospécifique d'Australie.

d) *Massoudia* Betsch, 1974.

Générotype : *Massoudia griveaudi* Betsch, 1974.

Diagnose : Bourletiellidae à épines tibiotarsales aplaties et recourbées distalement, disposées sans ordre sur la face interne des 3 paires de pattes, à empodium réduit, sans lamelle, et prolongé directement par un long filament, à valve anale supérieure portant une seule soie bifide, médiane, chez la femelle et à dimorphisme sexuel concernant la chétotaxie dorsale des segments abdominaux du mâle constituée d'épines courtes.

Répartition : Genre monospécifique connu, pour le moment, uniquement de Madagascar.

e) *Bovicornia* Delamare, 1947.

Générotype : *Bovicornia coronata* Delamare, 1947.

Source : MNHN, Paris

Diagnose : Bourletiellidae à épines distalement aplaties et recourbées, disposées sans ordre sur la face interne des tibiotarses des 3 paires de pattes, à empodium réduit, sans lamelle, et prolongé directement par un long filament, à valve anale supérieure portant 3 ou 5 soies bifides chez la femelle et à dimorphisme sexuel très important concernant chez le mâle la tête (vertex en dôme portant 2 cornes, 2 ou 3 longues soies et souvent 3 paires d'organes latéraux de formes diverses ; souvent aussi, de très longues soies frontales ; 0, 2 ou 4 épines supralabrales) et l'antenne (Ant. II ou — et — III déformé ; Ant. II ou — et — III portant des épines).

Ce genre est très homogène, à quelques détails du dimorphisme sexuel près.

Répartition : Il est assez largement répandu dans la zone intertropicale : *coronata* Delamare, 1947 (Sénégal et Gambie), *uniformis* Murphy, 1960 (Gambie), *rhinoceros* Massoud et Delamare, 1964 (Congo), *pauliani* Massoud et Delamare, 1964 (Congo), *greensladei* Massoud et Delamare, 1967 (Iles Salomon ; Madagascar où je ne l'ai trouvé que dans des prairies sur alluvions quaternaires ou des prairies artificielles, très proches de la mer, sur la Côte Est).

f) *Kaszabellina* Betsch, 1977.

Générotype : *Kaszabellina variabilis* Betsch, 1977.

Diagnose : Bourletiellidae à épines distalement aplaties et recourbées, disposées sans ordre sur la face interne des tibiotarses des 3 paires de pattes, à empodium composé d'un corps granuleux, sans lamelle, et prolongé directement par une forte épine n'atteignant jamais l'apex de l'ongle ; de 1 à 13 soies circumanales bifides sur le petit abdominal de la femelle. Le mâle ne présente pas de caractère sexuel secondaire marquant (Fig. 31).

Répartition : Trois espèces (*variabilis*, *major* et *minimo*) connues du désert de Gobi, en Mongolie. Comme il a déjà été dit précédemment, le tégument et le système trachéen de ce genre présentent des caractéristiques remarquables (grains primaires particulièrement surélevés, réseau trachéen très étendu et à troncs de fort diamètre) qui sont vraisemblablement des adaptations poussées aux conditions xériques du biotope.

g) *Corynephoria* Absolon, 1907.

Générotype : *Corynephoria jacobsoni* Absolon, 1907.

Diagnose : Bourletiellidae à épines tibiotarsales présentant un aplatissement distal court et rectiligne, disposées sans ordre sur la face interne des 3 paires de pattes, sans empodium mais par contre à 4 ergots capités ; 3 paires de trichobothries sur le grand abdominal ; il existe souvent une protubérance dorsale plus ou moins allongée ; ce dernier caractère est fluctuant : il peut exister 0, 1, 2 (une antérieure et une postérieure), une paire (côte à côte) de protubérances ; une protubérance peut aussi ne caractériser qu'un sexe (dans ce cas, l'autre sexe porte souvent des épines à l'arrière du grand abdominal). Soie a_0 simple sur la valve anale supérieure chez la femelle.

Aux espèces connues, Salmon (1964) en a ajouté 4 qui n'ont strictement rien à voir avec ce genre, ni même avec la famille des Bourletiellidae :

— *Sminthurus fuscus* Schött, 1893, du Cameroun, que Börner transforme en 1907 en *Allacma dubia* et que Salmon rebaptise *Corynephoria boerneri* nom. nov. La description originale de Schött ne permet pas d'attribuer un nom générique certain à cette espèce mais montre au moins qu'il s'agit d'un Sminthuridae.

— *Allacma plumosa*, *A. setosa* et *A. plumosetosa* Handschin, 1926, de l'ambre de la Baltique. Ce sont vraisemblablement des *Allacma*, de toute façon des Sminthuridae incontestables et en aucun cas des *Corynephoria*.

De plus, Greenslade (1977) notait que la seule espèce de Nouvelle-Zélande, *C. gibbera* Salmon, 1941, était en fait *Deuterosminthurus sulphureus*, vraisemblablement introduit d'Europe.

Répartition (Greenslade 1977) : 7 espèces, à Java (*C. jacobsoni* Absolon, 1907), Australie de l'Ouest (*C. cassida*, *dubia* et *albidorsalis* Womersley, 1932 et *reticulata* Salmon, 1963) et Australie du Sud (*C. absoloni* Womersley, 1939 et *C. quadrimaculata* Womersley, 1942).

Source : MNHN, Paris

h) *Aneuempodialis* Stach, 1955 *sensu* Greenslade, 1977.

Générotype : *Deuterosminthurus cinereus* Womersley, 1932.

Diagnose : Bourletiellidae à épines tibiotarsales distalement aplaties, disposées sans ordre sur la face interne des 3 paires de pattes, sans empodium ; 3 ergots capités à chaque patte ; une seule paire de trichobothries sur le grand abdominal ; chétotaxie dentale antérieure réduite à 3 ... 1 soies ; soie a_0 simple sur la valve anale supérieure de la femelle.

Répartition (Greenslade 1977) : 2 espèces de l'Australie de l'Ouest et du Sud, *A. cinereus* (Womersley, 1932) et *A. maculatus* (Womersley, 1932 ; = *Deuterosminthurus obscurus* var. *maculatus* Womersley, 1932).

Par contre, *Deuterosminthurus obscurus* Womersley, 1932, que Stach (1955) avait inclus dans le genre *Aneuempodialis*, est, selon Greenslade (1977), un *Rastriopes*.

3. — *Un organe rastral ou des épines tibiotarsales dentées.*

a) *Rastriopes* Börner, 1906.

Générotype : *Sminthurus aculeatus* Schött, 1901.

Diagnose : Bourletiellidae à épines tibiotarsales coniques à l'exception de 5 ou 6 épines aplaties et lisses, présentant parfois une ou deux fortes dents, en ligne sur la face postérieure du tibiotarse de P_3 ; soie a_0 simple sur la valve anale supérieure de la femelle ; pièces buccales broyeuses robustes.

Le rétinacle présente un tubercule basal et 3 dents par côté chez l'adulte (Hüther 1969 et observation personnelle). Hüther signale qu'il n'a pu trouver de soie prétarsale ; elle est en fait réduite à une sorte de pointe fichée dans le tégument (Fig. 18, O et P ; 19, H).

Répartition : *Rastriopes aculeatus* (Schött, 1901) de Nouvelle-Guinée, *R. vexillarius* (Schäffer, 1893) de l'archipel Bismarck (selon Börner 1907, mais sans justification), *R. amphigyus* Börner, 1907 de Madagascar Sud-Ouest, *R. tricuspidatus* Börner, 1907 d'Argentine (La Plata), *R. lineatus* Womersley, 1931 d'Afrique du Sud, *R. handschini* Womersley, 1932 d'Australie, *R. dromaderius* Womersley, 1932 d'Australie, *R. obscurus* (Womersley, 1932 ; Greenslade 1977) d'Australie du Sud-Est. A Madagascar, le genre existe dans les deux formations climaciques de la zone bioclimatique subaride, la forêt dense sèche et le « bush » à Didiéréacées et à *Euphorbia*.

R. (*Prorastriopes*) *fuscus* Yosii, 1960, de Nouvelle-Calédonie, est vraisemblablement un *Rastriopes*, mais sûrement pas un *Prorastriopes*.

Delamare et Massoud (1963) et Scott et Yosii (1972) avaient indiqué que *Rastriopes pampeanus* Rapoport et Bianco, 1962 était un *Andiella*. En effet, il n'y a pas de trace de l'organe rastral caractéristique du genre ; par contre, Delamare et Massoud figurent bien, d'après une préparation originale de Rapoport, les épines tronquées d'un *Prorastriopes*.

Enfin, *Rastriopes gisinianus* Murphy, 1960, de Gambie, occupe une place à part à cause de la forme de ses épines rastrales, de l'empodium et de l'Ant. IV. Peut-être constituera-t-il un nouveau genre.

b) *Stenognathriopes* Betsch et Lasebikan, 1979.

Générotype : *Stenognathriopes hütheri* Betsch et Lasebikan, 1979.

Diagnose : Bourletiellidae présentant de nombreuses épines tibiotarsales dentées ; une griffe composée d'un ongle court et très puissant et d'un empodium pourvu de lamelles et portant une pointe et un long filament subapical ; des ergots très épais et à apex très développé au nombre de 3 sur P_1 et P_2 et de 2 sur P_3 ; d'épais macrochètes dorsaux raides ; une tête de forme triangulaire renfermant des pièces buccales allongées, en particulier la maxille dont le capitulum est étroit ; un Ant. III renflé en son milieu ; Ant. IV à 13 ou 14 subsegments ; un appendice anal court, lacinié ou plissé, et une soie a_0 simple sur le petit abdominal de la femelle ; il n'existe apparemment pas de soie prétarsale ; tégument réticulé (Fig. 16, D à G ; 18, N ; 19, G). Au premier stade, le tégument, les griffes, les ergots et Ant. IIf ne sont pas modifiés.

Source : MNHN, Paris

Répartition : *S. rastrifer* (Denis, 1948) d'Indochine, *vilhenai* (Delamare et Massoud, 1964) de l'Angola, *interpositus* (Hüther, 1967) du Soudan et *hütheri* du Nigéria.

4. — *Une épine ailée distale sur le tibiotarse de* P_1 = Parabourletiellinae Betsch, 1974.

Bourletiellidae à comportement reproducteur atypique, avec dépôt et prise de spermatophores longuement pédonculés, au hasard, sans pariade, ceci ayant été observé chez *Bourletiellitas*, *Anjavidiella* et *Vatomadiella*.

Jusqu'à présent, les genres formant ce groupe sont tous malgaches ; les tibiotarses des 3 paires de pattes portent des épines internes coniques (certaines parfois très finement dentelées), à l'exception d'une épine ailée, distale, sur P_1.

a) *Parabourletiella* Betsch, 1975.

Générotype : *Parabourletiella mahafalensis* Betsch, 1975.

Diagnose : Bourletiellidae présentant une épine ailée distale sur P_1 ; des antennes très longues ; 2 ergots capités sur P_1 et P_2, un seul ergot capité sur P_3 ; un corps empodial granuleux prolongé directement par un filament dépassant à peine l'apex de l'ongle ; la valve anale supérieure de la femelle portant une soie bifide médiane et 3 + 3 soies circumanales bifides et dentées ; un appendice anal simple, assez court ; un dimorphisme sexuel important concernant le grand abdominal du mâle (une paire de bosses latérales au milieu du grand abdominal et une ligne transversale postérieure comportant plusieurs disques lamelleux) (Fig. 40, D et F).

Répartition : Madagascar. Une seule espèce dans la forêt xérophile à Didiéréacées, dans le Sud-Ouest du pays, au sol.

b) *Bourletiellitas* Betsch, 1974.

Générotype : *Bourletiellitas imerinensis* Betsch, 1974.

Diagnose : Bourletiellidae présentant une épine ailée distale sur P_1 ; des antennes très longues ; un corps empodial granuleux directement prolongé par un épais filament dépassant l'apex de l'ongle ; une soie médiane simple et 3 + 3 soies circumanales ramifiées sur la valve anale supérieure et un appendice anal simple, assez court, chez la femelle ; pas de dimorphisme sexuel secondaire notable.

Répartition : Madagascar. Litière des forêts denses humides de moyenne altitude et de montagne ; plusieurs espèces inédites.

c) *Paulianitas* Betsch, 1977.

Générotype : *Paulianitas viettei* Betsch, 1977.

Diagnose : Bourletiellidae présentant une épine ailée distale sur P_1 ; des antennes très longues ; 3 ergots capités à chaque patte ; un corps empodial granuleux directement prolongé par un filament dépassant nettement l'apex de l'ongle ; une soie médiane simple, 3 + 3 soies circumanales généralement bifides et un appendice anal simple, court, chez la femelle ; un dimorphisme sexuel important concernant le petit abdominal du mâle (un groupe de 11 soies fortement modifiées sur la valve supérieure) et l'arrière de son grand abdominal (une petite protubérance médiane) (Fig. 40, F et G).

Répartition : Madagascar-Ouest, aux environs de Morondava ; dans la litière de la forêt dense sèche du secteur bioclimatique subaride. Une espèce connue.

d) *Anjavidiella* Betsch, 1974.

Générotype : *Anjavidiella ankaratrensis* Betsch, 1974.

Diagnose : Bourletiellidae présentant une épine ailée distale sur P_1 ; des antennes de longueur normale ; un corps empodial granuleux directement prolongé par un épais filament dépassant l'apex de l'ongle ; des soies circumanales simples et un appendice anal long chez la femelle ; pas de dimorphisme sexuel notable.

Source : MNHN, Paris

Répartition : Madagascar. Genre inféodé aux Ericacées arbustives du genre *Philippia*. Une vingtaine d'espèces inédites.

Description de quatre espèces nouvelles d'*Anjavidiella*.

Un petit nombre d'espèces du genre *Anjavidiella* du massif de l'Andringitra seront décrites ici pour illustrer le type de spéciation dans ce genre (voir chapitre v). Ne seront données ici que les diagnoses différencielles, le genre (Betsch 1974) étant d'une homogénéité remarquable ; un travail prochain sur l'ensemble des espèces récoltées jusqu'à présent définira leurs relations phylétiques.

Anjavidiella andoharianensis n. sp.
(Fig. 59, A à C).

Stations. Madagascar-Centre. Massif de l'Andringitra. Éboulis au sud du plateau d'Andohariana. Alt. 2 100 m (J. M. Betsch). *RCP. Mad. 26. Station typique* : haut fourré arbustif de montagne à *Philippia* divers. Fauchage de *Philippia* ; 18-11-1970. 28 ex. ♀, ♂ et juvéniles. — *RCP. Mad. 25* : haut fourré arbustif de montagne à *Philippia* et *Stoebe*. Fauchage de *Philippia* ; 21-11-1970. 15 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : jusqu'à 2 mm pour les femelles, environ 1,3 mm pour les mâles.

Coloration : sur un fond marron, de petits polygones blancs et marron clair ; l'animal est plus foncé en face ventrale qu'en face dorsale ; taches oculaires noires.

Antenne à 15 subsegments sur Ant. IV.

Griffe : ongle inerme aux trois paires de pattes, empodium dépassant l'apex de l'ongle, renflé sur P_1 et P_2.

Petit abdominal. Femelle : une vingtaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal relativement long et fortement denté à son apex ; rapport app. anal : mucron = 0,40.

Anjavidiella andringitrensis n. sp.
(Fig. 59, D à F).

Stations. Madagascar-Centre. Massif de l'Andringitra ; zone sommitale. Haut fourré arbustif de montagne à *Philippia* ; fauchage de *Philippia* (J. M. Betsch). — *RCP. Mad. 4* : environs du pic Bory ; alt. 2 550 m ; 12-11-1970. Une quarantaine d'exemplaires. — *RCP. Mad. 5* : pentes du pic Boby ; alt. 2 600-2 650 m ; 28-11-1970. Une cinquantaine d'exemplaires. — *RCP. Mad. 8. Station typique* : pentes du cirque Boby ; alt. 2 500 m ; 27-11-1970. Environ 500 exemplaires.

Description.

Taille : jusqu'à 1,75 mm pour les femelles, environ 1,2 mm pour les mâles.

Coloration sensiblement uniforme pour chaque individu, de jaunâtre à gris ou verdâtre, avec quelques lignes claires (insertions musculaires) ; taches oculaires noires.

Antenne : 13 subsegments sur Ant. IV.

Griffe : ongle inerme aux trois paires de pattes ; empodium dépassant l'apex de l'ongle, non renflé apicalement.

Petit abdominal. Femelle : une quinzaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal élargi et denté dans le tiers distal ; rapport app. anal : mucron = 0,45.

Anjavidiella anjavidilavensis n. sp.
(Fig. 59, G à I).

Station. Madagascar-Centre. Massif de l'Andringitra. — *RCP. Mad. 15* : Anjavidilava ; alt.

Source : MNHN, Paris

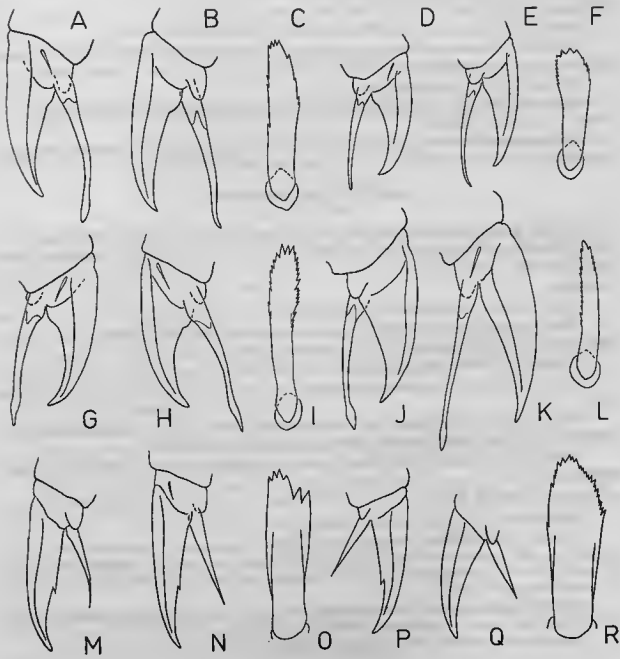

Fig. 59. — A à C, *Anjavidiella andoharianensis* n. sp. — A, griffe antérieure. — B, griffe postérieure. — C, appendice anal. — D à F, *Anjavidiella andringitrensis* n. sp. — D, griffe antérieure. — E, griffe postérieure. — F, appendice anal. — G à I, *Anjavidiella anjaviditavensis* n. sp. — G, griffe antérieure. — H, griffe postérieure. — I, appendice anal. — J à L, *Anjavidiella vohidrayensis* n. sp. — J, griffe antérieure. — K, griffe postérieure. — L, appendice anal. — M à O, *Vatomadiella peyrierasi* n. sp. — M, griffe antérieure. — N, griffe postérieure. — O, appendice anal. — P à R, *Vatomadiella descarpentriesi* n. sp. — P, griffe antérieure. — Q, griffe postérieure. — R, appendice anal (les appendices anaux des *Vatomadiella* sont figurés à une échelle double de ceux des *Anjavidiella*).

Source : MNHN, Paris

1 980-2 000 m ; forêt dense sclérophylle de montagne à *Philippia* (4 à 7 m de hauteur) ; fauchage de *Philippia* ; 12-1-1971 (J. M. Betsch). 20 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : jusqu'à 2 mm pour les femelles, environ 1,2 mm pour les mâles.

Coloration : jaunâtre avec des taches polygonales gris clair à marron clair sur l'avant du grand abdominal, mauve et gris à l'arrière ; flancs nettement plus foncés ; taches oculaires noires.

Antenne : 13 subsegments sur Ant. IV.

Griffe : ongle inerme aux trois paires de pattes ; empodium dépassant l'apex de l'ongle et présentant un renflement subapical.

Petit abdominal. Femelle : une vingtaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal allongé, fortement denté dans sa moitié distale ; rapport app. anal : mucron = 0,45.

Anjavidiella vohidrayensis n. sp.
(Fig. 59, J à L).

Station. Madagascar-Centre. Massif de l'Andringitra ; Chaîne du Vohidray. *RCP. Mad. 30* : prairie altimontaine arbustive ; alt. 2 050 m ; fauchage de *Philippia* ; 13-1-1971 (J. M. Betsch). 20 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : jusqu'à 2,5 mm pour les femelles, environ 1,3 mm pour les mâles.

Coloration : jaunâtre à verdâtre ou marron assez uniforme, plus foncé à l'arrière, avec quelques lignes claires (insertions musculaires) ; taches oculaires noires.

Antenne : 15 subsegments sur Ant. IV.

Griffe : ongle inerme ; empodium dépassant l'apex de l'ongle et présentant un renflement apical.

Petit abdominal. Femelle : une vingtaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal allongé, finement denté à l'apex et sur une crête ; rapport app. anal : mucron = 0,40.

Holotypes et paratypes conservés au laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National à Brunoy.

d) *Vatomadiella* Betsch, 1974.

Générotype : *Vatomadiella pauliani* Betsch, 1974.

Diagnose : Bourletiellidae présentant une épine ailée distale sur P_1 ; des antennes de longueur normale ; un corps empodial granuleux prolongé directement par une épine n'atteignant jamais l'apex de l'ongle ; des soies circumanales simples et un appendice anal court, en palette, chez la femelle ; pas de dimorphisme sexuel notable.

Répartition : Madagascar. Genre inféodé aux rochers de faible développement dans les prairies altimontaines des massifs de l'Ankaratra, de l'Ibity et de l'Itremo.

Description de deux espèces nouvelles de *Vatomadiella*.

Vatomadiella peyrierasi n. sp.
(Fig. 59, M à O).

Stations. Madagascar-Centre. Massif de l'Itremo. — *RCP. Mad. 3100. Station typique* : zone à empilements de lames d'itacolumite ; alt. 1 650 m ; récolte à vue sur ces lames ; 12-1-1973 (J. M. Betsch et A. Peyrieras). 52 ex. ♀, ♂ et juvéniles. — *RCP. Mad. 3127* : zone à gros rochers de quartzite ; alt. 1 700 m ; récolte à vue sur les rochers ; 7-1-1973 (J. M. Betsch et A. Peyrieras). 12 ex. ♀ et juvéniles.

Source : MNHN, Paris

Description.

Taille : jusqu'à 1,7 mm pour les femelles, environ 1,2 mm pour les mâles.

Coloration : sur la face supérieure du grand abdominal et la tête, multiples petites ponctuations et taches foncées sur un fond très clair ; taches oculaires noires.

Antenne à 16 subsegments sur Ant. IV.

Griffe : ongle portant une dent interne en position moyenne ; empodium plus court que l'ongle, spiniforme.

Petit abdominal. Femelle : une quinzaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal court, à apex grossièrement denté ; rapport app. anal : mucron = 0,28.

L'espèce est très amicalement dédiée à André Peyrieras, excellent camarade de terrain à Madagascar et récolteur de très nombreux Collemboles.

Vatomadiella descarpentriesi n. sp.
(Fig. 59, P à R).

Stations. Madagascar-Centre. Massif de l'Ibity-Sud. Alt. 1 950 m (J. M. Betsch). — *RCP. Mad. 3505. Station typique* : zone à rochers de quartzite ; récolte à vue sur ces rochers ; 14-1-1973. 35 ex. ♀, ♂ et juvéniles. — *RCP. Mad. 3509* : zone à empilements de lames d'itacolumite ; récolte à vue sur ces lames ; 14-1-1973. 27 ex. ♀, ♂ et juvéniles.

Description.

Taille : jusqu'à 2,5 mm pour les femelles, environ 1,25 mm pour les mâles.

Coloration : marbré jaune et marron. Certains individus voient la plupart des zones jaunes devenir gris foncé, ce qui leur confère alors un pattern assez semblable à celui de *V. pauliani* de l'Ankaratra. Taches oculaires noires.

Antenne à 15 subsegments sur Ant. IV.

Griffe : ongle à dent en position moyenne sur P_1 et P_2, inerme sur P_3.

Petit abdominal. Femelle : une dizaine de soies sur la valvule génitale ; appendice anal court et large, à apex finement denté. Rapport app. anal : mucron = 0,30.

L'espèce est très amicalement dédiée à mon collègue André Descarpentries, du laboratoire d'Entomologie du Muséum National, courageux camarade de terrain sur les sommets malgaches.

IV. — PHYLOGÉNIE

Les relations entre les différents ordres de Collemboles ont été bien définies par Cassagnau (1971) et le travail présent ne peut prétendre y apporter des compléments.

Au sein de l'ordre des Symphypléones, les formes intermédiaires comme *Katiannina*, *Millsurus*, *Vesicephalus*, *Rusekianna* et surtout *Papirinus* sont indispensables pour trouver les relations phylétiques qui peuvent exister entre deux groupes. La monographie de Richards (1968) était l'essai le plus sérieux et le plus complet réalisé jusqu'à présent : l'étude partielle du développement avait permis à cet auteur de mettre en évidence des relations que personne ne soupçonnait à l'époque ; mais l'arbre phylétique qu'il a élaboré s'appuyait sur plusieurs bases contestables tant sur le plan des caractères que sur celui de la définition de certains genres.

Les éléments fournis dans le présent travail permettent d'établir l'essai d'arbre phylétique ci-contre (Fig. 60). L'analyse des caractères des Symphypléones a montré qu'il est pratiquement impossible d'utiliser un caractère à travers l'ensemble du groupe. Les seuls critères fondamentaux concer-

Source : MNHN, Paris

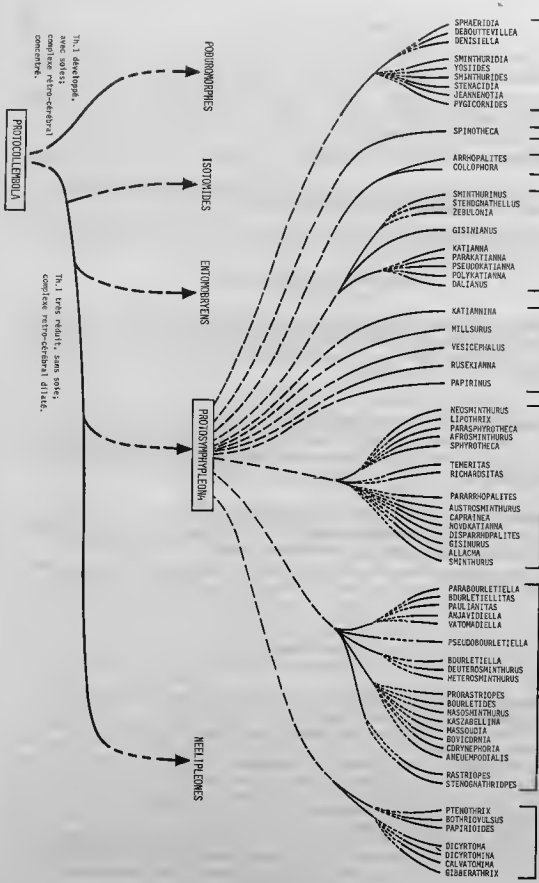

Fig. 60. — Essai de schéma phylétique des Collemboles Symphypléones.

Source : MNHN, Paris

nent deux organes à variation très faible, le rétinacle et les filaments du tube ventral ; leurs possibilités d'approche des relations phylétiques sont très réduites. L'obligation de recourir à des caractères propres dès le niveau familial, mais particulièrement au niveau générique, donne un aspect buissonnant à l'arbre phylétique des Symphypléones.

On aura remarqué les relations phylétiques entre *Papirinus* et les Sphyrothecinae par l'intermédiaire de *Neosminthurus*. L'origine des Dicyrtomidae n'est pas encore connue de même que celle des Parabourletiellinae à l'intérieur de la famille des Bourletiellidae. Dans cette dernière famille, trois genres pourraient également être considérés comme des genres-charnière par les caractères du rétinacle et du tube ventral, *Pseudobourletiella* et, dans une moindre mesure, *Rastriopes* et *Bourletides*, mais leurs autres caractères les placent incontestablement dans les Bourletiellidae.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Cinquième Partie

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE RÉGIONALE : MADAGASCAR

Dans le groupe des Collemboles, la biogéographie en est encore au stade des balbutiements. L'Europe, l'Amérique du Nord, le Japon et la Nouvelle-Zélande ont été relativement bien prospectés mais, même dans ces régions, chaque étude exhaustive fournit quelques espèces inconnues pour les pays, voire nouvelles. Le reste du monde n'est connu que par des récoltes très limitées dans l'espace; en Asie continentale et au Sud du tropique du Cancer, il existe des îlots où la prospection a été faite, rarement par des spécialistes de la microfaune du sol, beaucoup plus fréquemment par des naturalistes-voyageurs ou des expéditions dont les préoccupations étaient la plupart du temps étrangères au sol ; l'échantillonnage y est dû strictement au hasard mais une station n'est pratiquement qu'effleurée.

La précision de l'intitulé des localités de récolte est primordiale en biogéographie. Mais si la localité de récolte est une donnée indispensable, le biotope l'est également ; les exemples donnés plus loin pour Madagascar le démontrent amplement. La biogéographie devrait être doublée, à la limite, d'une étude d'écologie régionale.

Madagascar constitue un terrain de choix pour une multitude d'études, en particulier celle de la faune du sol.

Ce petit continent, très allongé (1 600 km) sensiblement dans le sens Nord-Sud, est situé dans la zone intertropicale (12 à 25° latitude Sud). Son isolement de l'Afrique est très ancien et remonterait au Crétacé. La position originelle de Madagascar le long du plateau continental africain, longtemps controversée, vient d'être récemment précisée par l'étude de l'aimantation rémanente naturelle de diverses roches sédimentaires provenant des formations du Karroo du Sud-Ouest du pays ; les données du paléomagnétisme indiquent que la position originelle de Madagascar se serait située au niveau du Kenya et de la Tanzanie (Razafindrazaka et coll. 1976). L'isolement du pays a produit une évolution en milieu fermé d'autant plus intense que les conditions écologiques y sont très variées et ont provoqué une véritable explosion au niveau de certains genres.

A. — CONDITIONS ÉCOLOGIQUES

Il est inutile de revenir dans le détail sur les caractéristiques écologiques de Madagascar puisqu'une synthèse de quinze années de travaux de l'Institut Scientifique de Madagascar et de chercheurs isolés a été effectuée par Paulian (1961) en introduction à sa « Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines » ; depuis, quelques progrès ont été réalisés principalement dans le domaine de la climatologie et de la botanique.

Source : MNHN, Paris

1. *Le relief* est essentiellement constitué par une crête déjetée vers l'Est, dont l'altitude ne s'abaisse au-dessous de 1 200 m qu'au niveau des deux seuils de Mandritsara au tiers Nord et d'Ivohibe au tiers Sud de l'île. Cette crête s'élève en plusieurs endroits à 2 000 m d'altitude et y constitue un domaine montagnard comprenant du Nord au Sud, le Tsaratanana (2 886 m), le Marojezy (2 137 m), l'Ankaratra (2 643 m), les Vatavata (2 321 m), l'Itremo (1 923 m), l'Ibity (2 240 m), l'Andringitra (2 658 m) et les Chaînes Anosyennes (1 959 m). Le versant oriental comporte une falaise à altitude moyenne, parfois deux (à la latitude de Moramanga et du lac Alaotra) ; il est prolongé par les « hauts plateaux » pouvant s'étendre assez loin vers l'Ouest (Bongolava), puis une assez forte déclivité (« pentes occidentales » des botanistes) mène à un léger relief essentiellement calcaire et à la plaine côtière alluviale.

Grossièrement, le versant oriental, la crête et les hauts plateaux sont constitués par un socle gneissique où affleurent parfois du granite, des séries à schistes, quartzites et cipolins et des coulées crétacées, pliocènes et quaternaires. A partir de la base des « pentes occidentales », on peut reconnaître une série de dépôts sédimentaires depuis le Carbonifère jusqu'au quaternaire.

2. *Les sols*, qui déterminent au plus haut point le type de végétation, se répartissent, selon Riquier et Moureaux, en sols ferrallitiques, sols ferrugineux tropicaux, sols hydromorphes, sols calcimorphes, sols halomorphes et sols jeunes non évolués Leur répartition, selon les régions de Madagascar, est grossièrement la suivante (Riquier 1964) :

— Est : sols ferrallitiques typiques bumifères sous forêt et sur roches acides, sols ferrallitiques humifères jaunes sur rouge et sols humifères peu évolués sous forêt ombrophile ;

— hauts plateaux : sols ferrallitiques typiques plus ou moins érodés, sols ferrallitiques ou faiblement ferrallitiques sur roches acides et, dans les plaines et vallées, des sols hydromorphes ;

— montagnes : sols squelettiques et rankers sur granite, gneiss et quartzites ; l'Ankaratra (et la Montagne d'Ambre, bien que d'altitude moins élevée) présente des sols ferrallitiques brun-rouge sur roches basiques et des sols bruns sur basalte et cendres ;

— Ouest : divers sols ferrugineux tropicaux rouges ou jannes sur roches acides, sur calcaire et sur grés, sols squelettiques et rankers sur les mêmes substrats ; des sols rouges sablo-argileux pratiquement le long de toute la côte, dans la large plaine côtière ; en bordure de mer, sol de mangrove ;

— Sud (zone à Euphorbiacées et Didiéréacées) : sols ferrugineux tropicaux rouges ou jaunes sur sols acides, sols squelettiques sur calcaire (plateau Mahafaly), sables roux de décalcification, sols rouges sablo-argileux et, le long de la côte Sud-Ouest, sables dunaires plus ou moins humifères.

3. *Le climat* (Cornet 1974) est fonction des courants aériens — alizé du Sud-Ouest pendant l'hiver austral, mousson d'Est faisant parfois place à des vents humides de Nord à Nord-Ouest pendant l'été austral — et du relief de l'île — d'Est en Ouest, durant l'hiver austral, on trouve la zone à pluies d'hiver en basse et moyenne altitude, la zone à brouillard et crachin sur les hauts plateaux et les montagnes et un phénomène de « fochn » sur les pentes occidentales jusqu'à la mer. Ceci détermine trois grands types de climat :

— sans saison sèche proprement dite : Est et une partie du centre où la saison sèche est atténuée par les brouillards et crachins ;

— avec saison sèche marquée : Ouest ;

— semi-aride à pluviosité faible et irrégulière : Sud.

Dans le Sud-Est, près de Fort-Dauphin, la faible largeur des Chaînes Anosyennes et leur pente occidentale très forte provoque un effet de foehn très intense : en quelques km, on passe de la forêt dense humide sempervirente au « bush » à Didiéréacées et *Euphorbia* avec, comme intermédiaires, la forêt sclérophylle des pentes occidentales et le « bush » à *Adansonia* de l'Ouest (Humbert 1935).

Le déficit hydrique écologique (différence entre la quantité d'eau nécessaire à une évapotranspiration potentielle permanente et celle dont a bénéficié réellement le couvert végétal et qui tient compte des précipitations, de la réserve en eau du sol et des pertes par ruissellement et drainage) détermine 5 zones bioclimatiques (Cornet 1974) :

Source : MNHN, Paris

— humide où le déficit hydrique cumulé est inférieur à 100 mm. Côte Est de Sambava à Fort-Dauphin, de 0 à 1 800 m d'altitude :

— subhumide où le déficit hydrique cumulé est compris entre 100 et 300 mm. Hauts plateaux, Sambirano, massifs montagneux jusqu'à 1 800-2 000 m d'altitude, Isalo et Analavelona.

Ces deux premières zones climatiques, humide et subhumide, se subdivisent en différents bioclimats déterminés par la moyenne des températures minimales du mois le plus froid (*m*).

— sec où le déficit hydrique cumulé dépasse 300 mm mais où les précipitations sont encore importantes (plus de 1 000 mm/an). Ouest, de 0 à 600 m d'altitude, jusqu'à Belo-sur-Tsiribihina ;

— subaride où le déficit hydrique cumulé dépasse 300 mm mais où les précipitations sont faibles (moins de 1 000 mm/an). Sud et Sud-Ouest à partir de Morondava.

Les bioclimats des zones sèche et subaride se distinguent d'abord par l'importance du déficit hydrique cumulé, puis par *m*.

— l'étage de montagne, toujours de type humide ou subhumide, est caractérisé essentiellement par *m* inférieur à + 5° C. L'expérience acquise au cours de l'étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache (R.C.P. 225 du C.N.R.S. ; Paulian et coll. 1971 ; Paulian et coll. 1973 ; Guillaumet et coll. 1975) amène à penser que les valeurs des températures minimales sont très contraignantes pour la végétation et la faune malgaches. Il existe une variante humide sans saison sèche marquée (Tsaratanana, Marojezy, région orientale de l'Andringitra, Nord-Est des Chaînes Anosyennes) et une variante plus sèche (région centrale et occidentale de l'Andringitra, Itremo, Ibity, Ankaratra, Sud-Ouest des Chaînes Anosyennes = Andohahelo). Il semble toutefois que l'étage de montagne ne soit en fait que l'étage sommital des zones bioclimatiques humide et subhumide, caractérisé par *m* inférieur à + 5° C, et ne constitue pas une zone climatique autonome.

Dans une représentation graphique des éléments du bioclimat, du type climagramme, les données retenues par Cornet (1974) — le déficit hydrique cumulé et la moyenne *m* des minima du mois le plus froid — sont certes chacune homogène mais ne traduisent pas en définitive la gradation des climats. En effet, dans l'Ouest, le sol n'est pas en déficit hydrique pendant la saison des pluies du fait d'une pluviométrie importante durant cette période alors que, dans le Sud, il est en déficit hydrique permanent quelle que soit la saison du fait d'une pluviométrie très insuffisante ; par contre, par ses températures moyennes plus élevées, l'Ouest peut connaître des déficits hydriques aussi importants en valeur absolue que le Sud. De ce fait, pour les déficits hydriques supérieurs à 300 mm/an, l'auteur est obligé de faire intervenir la pluviométrie avant la valeur réelle du déficit pour obtenir une classification cohérente des bioclimats malgaches ; pour cette raison, le déficit hydrique ne peut servir à l'établissement d'un climagramme cohérent puisqu'il aboutit à placer la plupart des stations du Sud, subaride, entre les zones subhumide et sèche.

Par contre, le quotient pluviothermique d'Emberger (1930), appliqué à Madagascar par Morat (1969), est une donnée hétérogène puisqu'il introduit à la fois la pluviosité (des mm d'eau) et des températures (° K pour l'Europe ; ° C pour Madagascar ; mais il faut signaler que la station la plus froide où aient eu lieu des relevés, non de la Météorologie Nationale mais des Eaux et Forêts, — la cuvette du pic Boby dans le massif de l'Andringitra à 2 470 m — présente une moyenne des minima du mois le plus froid voisine de — 5° C ; ceci obligerait à utiliser, pour Madagascar également, les températures absolues) ; mais, malgré sa formule hétérogène et quelques petites anomalies relevées par l'auteur lui-même, ce quotient présente deux avantages : il n'utilise que des données météorologiques simples que la majorité des stations de Madagascar peuvent fournir et il permet d'établir un climagramme où les deux variables évoluent de manière continue au même niveau hiérarchique. Pour cette raison, le climagramme pluviothermique d'Emberger qui est basé sur une donnée empirique traduit bien dans l'ensemble les affinités entre les différents climats stationnels de Madagascar.

Il convient toutefois de signaler que le climat stationnel peut varier en fonction de l'exposition et de l'altitude. Un bon exemple est fourni par les deux stations d'Andohariana et d'Anjavidilava, dans le massif de l'Andringitra, toutes deux à 2 000 m d'altitude et distantes de 6 km : pour la première, la saison sèche est nette, la moyenne des minima du mois le plus froid est de — 1° C, la période journalière d'insolation est importante ; pour la seconde, la saison sèche est très peu marquée, *m* est

Source : MNHN, Paris

égal à + 3° C, la période d'insolation est réduite par de très fréquents crachins et brouillards (Paulian et coll. 1971).

4. *La végétation*, du point de vue des types structurels de formations végétales, a été principalement étudiée par Perrier de La Bathie (1921), Humbert (1928, 1955), Humbert et Cours Darne (1965), Guillaumet et Koechlin (1971), Paulian et coll. (1971, 1973), Koechlin (1972), Koechlin, Guillaumet et Morat (1974) et Guillaumet et coll. (1975).

— dans les zones bioclimatiques humide et subhumide, il existe un étagement des types de végétation :

• de 0 à 800 m d'altitude (600 m au Sud), la forêt dense humide de basse altitude à Myristicacées et *Anthostema* sur le versant oriental et à Chlaenacées, Myristicacées et *Anthostema* dans le Sambirano ;

• de 800 à 1 800 m d'altitude (600 à 1 700 m au Sud), la forêt dense humide de moyenne altitude à *Tambourissa* et *Weinmannia* sur le versant oriental et une partie des hauts plateaux ; il existe une interruption de cet étage au niveau des deux seuils de Mandritsara (moins de 1 000 m) et d'Ivohibe (750 m environ) ;

• au-delà de 1 800 m, la forêt dense humide de montagne est le type de végétation climacique sur sol profond. Lorsque le sol s'amincit, on passe à la forêt sclérophylle de montagne, puis au fourré de montagne, enfin aux groupements sur rochers. L'absence de végétation forestière ne tient qu'à l'absence de sol suffisamment profond (Paulian et coll. 1973) ; la preuve en est qu'il existe une forêt à 2 700 m d'altitude dans le massif du Tsaratanana, au sommet du bassin versant du Sambirano.

Dans la forêt sclérophylle de montagne, les troncs d'arbres, de hauteur limitée, sont très souvent entourés d'épais manchons de mousses qui sont alors en continuité avec l'épais tapis de mousses qui recouvre le sol. Ce type de forêt présente pour la faune du sol une particularité : l'épais tapis de mousses qui recouvre le sol en est très souvent distant de 50 cm environ ; il y a ainsi discontinuité entre le sol et le domaine épigé ; de plus, la litière, composée de petites feuilles coriaces peu nombreuses et à turnover très lent, repose directement sur les mousses. Les plus beaux exemples sont situés sur le Tsaratanana entre 2 100 et 2 500 m et sur le Marojezy entre 1 400 m et 1 800 m d'altitude.

Les études préliminaires de la R.C.P. 225 concluaient également à l'origine secondaire de la plupart des formations herbeuses d'altitude ainsi que de nombreux fourrés qui seraient d'actuels stades de reconstitution du climax (Paulian et coll. 1973).

Les limites altitudinales de 800 et 1 800 m sont évidemment des données moyennes ; elles varient considérablement en fonction de la pente générale et de l'isolement du relief considéré : le massif du Marojezy, à pente raide et surgissant de la forêt de basse altitude, voit ses limites altitudinales sensiblement abaissées par rapport au Tsaratanana, massif puissant ; il faut ajouter qu'une pente raide ne favorise pas le maintien de sols profonds ce qui provoque dès les altitudes moyennes l'apparition d'une forêt sclérophylle.

• sur le versant occidental, au-dessus de 800 m, la forêt sclérophylle à *Uapaca bojeri* et Chlaenacées, réduite à quelques rares témoins.

— dans l'Ouest, entre 0 et 800 m d'altitude, la forêt dense sèche, caducifoliée, de la série à *Dalbergia, Commiphora* et *Hildegardia* où l'on distingue plusieurs types selon les sols (latéritiques, arénacés ou calcaires). Il faut rappeler que le bioclimat sec (Cornet 1974) n'englobe l'Ouest que jusqu'à la latitude de Belo-sur-Tsiribihina ; plus au Sud, selon cet auteur, la forêt de l'Ouest appartient au bioclimat subaride.

Une forme d'altitude de la forêt de l'Ouest a été reconnue par Morat (1972) dans le massif de l'Analavelona (1 325 m) où la forêt serait sempervirente à plus de 50 % (Cornet note que ce massif est de type subhumide).

— dans le Sud, le fourré à Didiéréacées et *Euphorbia*, végétation xérophile très originale, où l'on peut reconnaître deux secteurs, l'Antandroy à l'Est, un peu plus arrosé, le Mahafaly à l'Ouest, le plus sec.

L'extension de ces formations végétales généralement primaires est relativement restreinte.

Source : MNHN, Paris

Les faciès de dégradation sont très étendus ; signalons principalement la prairie à *Aristida* sur les hauts plateaux et la savane arborée à Palmiers dans l'Ouest (selon Morat 1972, les savanes du Sud-Ouest ne sont que l'expression d'un pseudo-climax édaphique et non d'un pédoclimax). De plus, l'extension des formations « primaires » de Madagascar a subi de fortes variations consécutives à la succession de pluviaux et de displuviaux majeurs (le dernier displuvial aurait débuté avant l'arrivée de l'homme à Madagascar et se poursuit actuellement) ; Bourgeat (1970) a montré qu'en certains points, la forêt était moins étendue au quaternaire récent, au maximum d'un displuvial, qu'actuellement et se limitait à des forêts galeries à partir desquelles les reliefs ont été recolonisés.

5. *La microclimatologie* a été très peu étudiée ; seules, les données recueillies par la R.C.P. 225 (1970-1973) au cours de l'étude des écosystèmes montagnards à Madagascar permettent de se faire une idée des conditions, du moins thermiques et hygrométriques, qui règnent à l'intérieur d'une formation végétale ; malheureusement, de par son sujet, cette étude ne dispose d'aucun document sur la forêt dense humide de basse altitude, ni sur l'Ouest et le Sud.

Ces observations de microclimatologie (Paulian et coll. 1971, 1973, Guillaumet et coll. 1975) ont fourni deux types de données :

— les caractéristiques microclimatiques normales à l'intérieur des différentes formations végétales, forêt dense humide de moyenne altitude, forêt dense sclérophylle de montagne, fourrés de montagne et dalles rocheuses ; la couverture végétale oppose aux facteurs généraux du climat un effet-écran qui dépend de la présence d'une végétation, de sa hauteur, de sa structure et, pour le microclimat dans le sol, de la présence d'une litière ou d'une strate muscinale au sol. On assiste à une dégradation lente et continue des conditions du microclimat à l'intérieur des formations végétales au fur et à mesure que l'on s'élève en altitude et qui consiste principalement en un abaissement des moyennes thermiques et une augmentation des écarts thermiques journaliers ; les formations végétales des altitudes supérieures voient le coefficient de protection médiocre du couvert végétal partiellement compensé par les longues périodes de brouillard et de crachin qui limitent la durée d'insolation. Les fourrés de montagne, mais surtout les zones rocheuses sommitales sont soumis à un climat stationnel souvent sévère tant par les moyennes thermiques basses et les écarts journaliers élevés que par la longue période journalière à hygrométrie faible ; la comparaison des microclimats, dans le massif du Marojezy, à la même altitude de 2 050 m et à 20 m de distance seulement, d'une forêt sclérophylle de montagne, à coefficient de protection pourtant médiocre, et des dalles rocheuses est démonstratif à cet égard (Fig. 61).

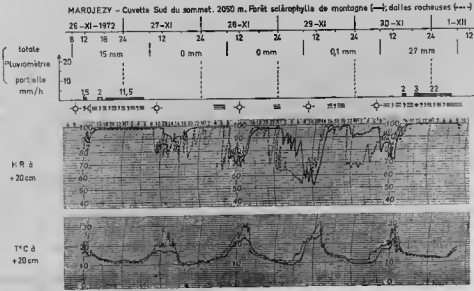

Fig. 61. — Microclimats comparés à 2 050 m, dans une forêt sclérophylle de montagne et sur les dalles rocheuses, dans le massif du Marojezy, Madagascar Nord-Est (d'après Guillaumet et coll. 1975).

Source : MNHN, Paris

Sur les dalles rocheuses, les biotopes exposés au soleil voient leur moyenne thermique sensiblement augmentée par le jeu alterné du rayonnement et de l'inertie thermique des substrats ; on assiste, parallèlement, à une réduction des écarts thermiques journaliers plus ou moins importante selon le microbiotope (stations d'Andohariana et d'Anjavidilava, dans le massif de l'Andringitra) ;

— les anomalies du climat stationnel et du microclimat dues essentiellement aux accidents du relief : un tel phénomène sera illustré par les relevés thermiques et hygrométriques sur une petite crête et dans un ravin au pied d'une falaise de 400 m de hauteur, au sein d'une même formation végétale, la forêt dense humide de moyenne altitude dans les Chaînes Anosyennes, à 1 050 m d'altitude (Fig. 62). Du point de vue phénologique, le ravin présentait la particularité d'être envahi, chaque après-midi, par des nuages qui provenaient non pas de la vallée comme pour la crête, mais d'une condensation sur place ; puis des masses nuageuses semblaient être propulsées à grande vitesse vers le bas de la falaise et s'accumulaient dans le fond du ravin. Ce phénomène est évidemment causé par un écoulement d'air froid le long de la paroi abrupte. Les enregistrements comparés de ces deux sites montrent que le fond du ravin présente une température moyenne, en période non cyclonique, inférieure de près de 3° C à celle de la crête, ce qui correspond normalement à une différence d'altitude de 900 m au moins, compte tenu du gradient thermique de 0,3° C par 100 m sur le versant oriental à Madagascar. Nous verrons plus loin que, dans ce ravin uniquement, la litière de la forêt de moyenne altitude renferme une synusie de Collemboles de forêt de montagne.

De nombreuses vallées très encaissées du versant oriental présentent certainement un phénomène analogue mais n'ont malheureusement pu être étudiées du point de vue microclimatique ; plusieurs exemples de synusies de Collemboles anormales pour l'altitude et la formation végétale considérées sont vraisemblablement à mettre en relation avec des écoulements d'air froid très localisés provenant d'altitudes supérieures.

B. — LES SYMPHYPLÉONES DE MADAGASCAR

L'exploitation totale du matériel récolté tout d'abord par Paulian, Vadon, Peyrieras avant 1965, puis par moi-même depuis cette date, soit en mission isolée, soit au sein de la R.C.P. 225, nécessitera au moins dix années de travail. De plus, la prospection du pays a pu être menée de manière fouillée dans certains secteurs alors que d'autres zones n'ont pu être explorées ; enfin, la structure très particulière du fourré xérophile à Didiéréacées et *Euphorbia* du Sud fait que le problème de l'échantillonnage de cette formation n'est pas encore au point. Il existe donc une différence d'échelle dans la précision des données non seulement sur le plan biogéographique, mais également sur le plan systématique : par exemple, le genre endémique *Anjavidiella*, inféodé aux *Philippia*, a été bien prospecté sur les massifs montagneux étudiés par la R.C.P. 225, mais n'est connu que par un seul prélèvement dans tout le massif du Tsaratanana, trop rapidement parcouru lors de la mission ORSTOM de 1966 ; à titre indicatif, le seul massif de l'Andringitra, royaume des *Philippia* il est vrai, a fourni au moins 6 espèces de ce genre ; de plus, de très larges zones d'altitude plus basses n'ont pas été étudiées. De ce fait, l'étude strictement taxonomique de certains genres à spéciation explosive pose de très grandes difficultés parce que la caractérisation morphologique des différentes espèces est très malaisée.

Pour certains genres, *Temeritas*, *Anjavidiella* et *Vatomadiella* entre autres, les essais de croisement se sont révélés infructueux par impossibilité de maintenir simultanément en vie, dans un terrarium, deux espèces écologiquement différentes, mais géographiquement extrêmement voisines et donc soumises à un climat stationnel sensiblement identique. Bien que toutes les espèces ne soient pas décrites, il est possible de dégager les grandes lignes du peuplement des divers types de biotopes de Madagascar.

Plusieurs genres de Symphypléones ne verront pas leur répartition précisée étant donné qu'ils peuplent de nombreux biotopes forestiers et herbacés, en particulier *Sphaeridia* et *Prorastriopes*. Par contre, de très nombreux genres sont caractéristiques de domaines phytogéographiques, d'étages

Source : MNHN, Paris

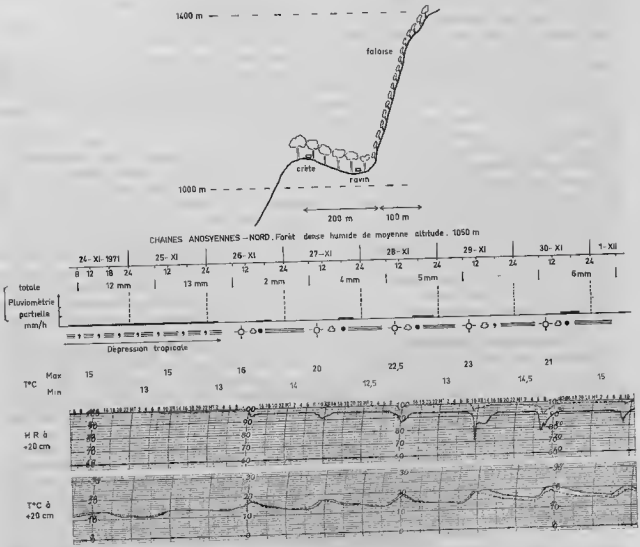

FIG. 62. — Effets de crête et de ravin dans la forêt dense humide de moyenne altitude (1 050 m), dans les chaînes Anosyennes, Madagascar Sud-Est (d'après PAULIAN et coll. 1973).

Source : MNHN, Paris

de végétation ou de biotopes particuliers ; les particularités de leur distribution seront traitées lors de l'étude des synusies.

1. — *Milieux forestiers.*

a) *Temeritas.*

Ce genre holotropical, très abondant à Madagascar, n'est présent que dans la litière des forêts climaciques (ou subclimaciques) des domaines bioclimatiques humide, subhumide et sec, à une altitude inférieure à 1 800-2 000 m environ.

Sa distribution dans l'île diffère selon les domaines bioclimatiques (Betsch 1971) :

— dans les *domaines humide* (versant oriental) et *subhumide* (hauts plateaux) où le déficit hydrique est nul ou faible, il semble exister deux types d'isolement :

• climatique : le facteur thermique est prépondérant et détermine une répartition altitudinale en deux étages qui correspondent en général aux deux premiers étages de la végétation orientale, les forêts denses humides de basse altitude (0 à 800 m) et de moyenne altitude (800-1 800 m) ; le long du versant oriental, il existe donc deux espèces de *Temeritas* caractéristiques des deux types de forêts humides. Il est bien évident que ces deux formes se rencontrent à la limite commune de leur aire de distribution (sur le transect Brickaville-Ankaratra, le point de rencontre de *T. ampasimbensis* et de *T. perinetensis* est Périnet) ; là, elles habitent la même forêt, dans la même litière, mais s'excluent mutuellement à l'échelle du mètre carré ; je n'ai pas eu les moyens de définir de manière précise les différences de conditions écologiques. Toujours est-il qu'à Périnet, il m'a été impossible d'élever ensemble ces deux espèces qui, par ailleurs, ne montrent aucun individu intermédiaire dans la nature.

En de nombreux points de l'île, l'étage de moyenne altitude est subdivisé en un sous-étage inférieur où les précipitations sont constituées essentiellement par les pluies, jusqu'au sommet de la falaise orientale, et en un sous-étage supérieur d'altitude sensiblement uniforme, aux environs de 1 500 m, caractérisé par des crachins et des brouillards très fréquents. Dans ce second sous-étage, on rencontre alors une troisième forme de *Temeritas* ; par exemple, sur le transect Brickaville-Ankaratra, ce deuxième sous-étage commence au sommet de la falaise de la Mandraka et se poursuit jusqu'aux forêts de Mantasoa (*T. mantasoensis*), à l'Est de Tananarive, et vers l'Ouest sur le tampoketsa d'Ankazobe.

• géographique : la chaîne orientale est morcelée en trois secteurs par deux seuils d'altitude relativement basse, aux environs de Mandritsara et d'Ivohibe. L'étage de basse altitude semble avoir également subi les répercussions de ce morcellement en moyenne altitude. C'est ainsi que dans le secteur Nord-Est, il existe une espèce de *Temeritas*, *antongilensis*, stable en basse altitude depuis Sambava jusqu'à Ivontaka, au Sud de Mananara et différente de celle que l'on rencontre entre Brickaville et Périnet.

— dans le *domaine sec* (versant occidental), du moins jusqu'à Mahabo, *Temeritas* semble se répartir selon un gradient croissant de déficit hydrique ; les limites des secteurs paraissent déterminées par des fleuves qui joueraient un rôle de barrière par la création de limites arbitraires dans une variation climatique continue. Ainsi, dans la région de Majunga, il existe 3 *Temeritas* différents, *bergensis* entre la Sofia et la Mahajamba, *ankarafantsikensis* entre la Mahajamba et la Betsiboka, *soalalensis* à l'Ouest de ce dernier fleuve.

Les divers types de forêts selon les sols (Humbert et Cours Darne 1965) ne semblent pas influencer la distribution de *Temeritas*. Ainsi, entre la Sofia et la Mahajamba (pluviométrie : 1 576 mm à Port Bergé), la même forme se rencontre dans une forêt sur sol ferrugineux tropical rouge sur basalte et dans une forêt sur sol rouge sablo-argileux régosolique.

Au Sud de Belo-sur-Tsiribihina, le genre *Temeritas* est relayé par *Richardsitas* dans la forêt sèche en zone bioclimatique subaride et dans le fourré à Didiéréacées et *Euphorbia* au Sud de l'île.

Il est à noter enfin que quelques stations (Ankarafantsika) ont fourni deux espèces dont les populations étaient mêlées, dans un même microbiotope. L'une représentait généralement 98 % des individus, l'autre 2 %, sans présence d'individus intermédiaires. Il n'a pas été possible de préciser les exigences écologiques exactes des deux espèces qui seront provisoirement qualifiées de sympatriques.

Source : MNHN, Paris

b) *Bourletiellitas.*

Ce genre endémique de l'île ne paraît pas avoir subi de spéciation explosive. 4 ou 5 « formes » seulement ont pu être dénombrées jusqu'à présent. Le genre est absent, en principe, de la forêt dense humide de basse altitude et de l'ensemble des forêts denses sèches et des fourrés xérophiles à Didiéréacées et *Euphorbia*. Il peuple la litière et, accessoirement, la strate herbacée des forêts denses humides de moyenne altitude (avec *Temeritas*) et de montagne (avec *Papirinus*) et de la forêt sclérophylle de montagne.

Il s'agit donc d'un genre caractéristique des forêts denses humides à hiver tempéré et froid (*m* inférieur à + 13° C) à Madagascar. Il n'a pas été récolté dans deux stations de moyenne altitude, soit par prospection insuffisante, soit parce que ces stations sont en discontinuité avec l'habitat normal des espèces : la Montagne d'Ambre (aux Roussettes, à 1 000 m d'altitude) qui est un massif humide (3 900 mm/an) isolé au milieu du domaine bioclimatique sec, dans le Nord du pays, et le Bongolava, à l'Ouest de Tsiroanomandidy (1 300 m d'altitude), sur la bordure la plus occidentale des hauts-plateaux, où l'évapotranspiration potentielle est très forte (1 700 mm/an).

c) *Papirinus.*

Ce genre très archaïque récolté à plus de 2 000 m sur deux sommets en Afrique (Drakensberg et Kivu) et au Népal, et à une altitude plus basse au Japon, est caractéristique de la forêt dense humide de montagne, à Madagascar, où il peuple la litière. Je l'ai trouvé dans toutes les forêts humides de montagne depuis le Sud de l'île jusqu'à la latitude de Tananarive, Angavokely inclus. Par contre, je n'ai pu le récolter dans les massifs du Nord, le Tsaratanana et le Marojezy ; de nombreux spécialistes, autant botanistes que zoologistes, ont insisté sur la particularité des massifs du Nord. La mission effectuée au Tsaratanana fut trop courte et l'absence de *Papirinus* n'y est donc pas significative ; par contre, la prospection systématique du Marojezy réduit la possibilité de sa présence dans ce massif. Il semblerait plutôt que, dans le cas du Marojezy, l'absence de *Papirinus* soit à mettre en relation avec celle d'une vraie forêt humide de montagne (Guillaumet et coll. 1975 signalent bien une forêt humide de montagne, à une altitude basse — 800 à 1 450 m —, peu différente de celle de moyenne altitude sur le plan structural et identique sur le plan floristique ; ce serait plutôt un faciès de crête de la forêt de moyenne altitude). Dans ce massif, c'est la forêt sclérophylle de montagne qui s'implante sur les sols peu profonds dès 1 300 m ; sa structure très particulière et qui rend la prospection très difficile détermine une synusie originale.

Papirinus correspond ainsi à la répartition donnée par Paulian (1976) pour les genres de Coléoptères *Madaphacosoma* Paulian, *Antireicheia* Basilewsky, *Afroreicheia* Jeannel, *Brachynillus* Reitter et *Janssensantus* Paulian, localisés sur le vieux socle précambrien en Afrique et à Madagascar, dans la moitié sud-orientale de l'île ; par contre, *Papirinus* se trouve sur l'Ankaratra, massif volcanique récent, qui est même la seule station où l'on rencontre deux espèces de *Papirinus* sympatriques (extraites d'un même prélèvement de litière d'un litre environ).

Papirinus a été récolté une seule fois dans une forêt humide de moyenne altitude à 1 050 m dans les Chaînes Anosyennes (exemple d'accumulation d'air froid dans un ravin, décrit précédemment) ; la présence de ce genre excluait celle de *Temeritas*, pourtant caractéristique de cet étage de végétation.

La spéciation du genre *Papirinus* a été très peu intense ; ceci est vraisemblablement à mettre en relation avec le caractère très archaïque de ce genre dont les potentialités évolutives seraient presque épuisées.

d) *Sphyrotheca.*

Connu de nombreuses stations de la zone holotropicale, ce genre se rencontre dans la litière de tous les types de forêts de Madagascar, y compris les fourrés xérophiles à Didiéréacées du Sud-Ouest. Cette vaste distribution en fait évidemment un mauvais indicateur écologique, mais prouve l'étonnante plasticité du genre ; en effet, son tégument est très variable en fonction des caractéristiques écologiques du biotope, ce qui est révélateur d'autres adaptations plus profondes. La spéciation relativement

Source : MNHN, Paris

intense de *Sphyrotheca* dans les formations climaciques (ou subclimaciques) ligneuses n'a pourtant pas fourni une distribution aussi révélatrice des conditions écologiques que *Temeritas*.

e) *Afrosminthurus*.

Il a été récolté en Angola et aux Iles Salomon. A Madagascar, il n'a été rencontré jusqu'à présent que dans une seule station, la forêt dense humide de basse altitude au pied du massif du Marojezy, dans la litière. Peut-être s'agit-il d'un genre limité au secteur Nord-Est humide, en basse altitude ; pourtant, les nombreux prélèvements de litière autour de la baie d'Antongil n'en ont fourni aucun exemplaire.

f) *Zebulonia*.

Malgré des recherches constantes dans toutes les forêts humides d'altitude supérieure à 1 000 m pendant près de deux ans, je n'ai pu retrouver ce genre endémique de Madagascar. Son seul biotope connu reste la litière et les mousses au sol de la forêt dense humide de moyenne altitude (de 1 600 à 2 000 m) du massif du Tsaratanana, du moins sur son versant Sud.

g) *Richardsitas*.

Ce genre endémique de Madagascar renfermant actuellement 2 espèces se rencontre dans la litière et sous les bois morts tombés au sol dans la forêt dense sèche au Sud de Belo-sur-Tsiribihina (bioclimat subaride) et dans le fourré xérophile à Didiéréacées et *Euphorbia* du Sud de l'île ; dans le Sud-Ouest, sur le plateau mahafaly, la sécheresse du milieu au mois d'août (lors de la prospection, la dernière pluie remontait à 7 mois) n'a pas permis de le récolter. Il est très voisin de *Temeritas*, mais sa taille plus faible en fait certainement un taxon à cycle vital plus court et donc plus adapté à cette partie subaride de Madagascar où la saison des pluies est brève.

i) *Parabourletiella*.

Caractéristique du fourré xérophile à Didiéréacées et *Euphorbia*, du moins dans le Sud-Ouest, sur le plateau mahafaly (il n'a pas été récolté dans ce même fourré, plus à l'Est, mais la prospection y a été brève), ce genre endémique provisoirement monospécifique est inféodé, pendant le mois d'août (voir remarque ci-dessus), à un microbiotope extrêmement précis qui lui sert vraisemblablement de refuge pendant toute la partie ensoleillée de la journée : la face inférieure concave de certaines pierres posées directement sur la dalle calcaire où la rosée nocturne se condense sous forme de grosses gouttelettes d'eau. Il est certain que ce genre est extraordinairement adapté à la sécheresse puisqu'il est représenté, après 7 mois sans pluie, par des individus que l'on peut classer parmi les plus gros Symphypléones connus ; son cycle vital s'est affranchi des conditions climatiques stationnelles grâce au microbiotope privilégié que constituent les pierres sur la dalle calcaire et à ses adaptations morphologiques (système trachéen, tégument profondément modifié).

j) *Rastriopes*.

Ce genre holotropical a été récolté dans la litière et sous les bois morts de la forêt dense sèche du domaine bioclimatique subaride, c'est-à-dire au Sud de Belo-sur-Tsiribihina, et du fourré à Didiéréacées et *Euphorbia* du Sud de Madagascar. Sa résistance à la sécheresse doit également être très grande puisqu'on peut trouver d'énormes individus juste avant le début de la courte saison des pluies. Près de Morondava, la première pluie annonciatrice de la saison humide, à la mi-novembre, provoque une véritable explosion démographique qui peut se maintenir jusqu'au démarrage effectif des pluies, à la mi-décembre, si la première mue a pu intervenir avant le redessèchement provisoire des biotopes ; on peut alors assister à une pullulation d'individus sur les quelques herbes qui tapissent le fond des mares temporaires encore complètement asséchées, au milieu de la forêt.

k) *Paulianitas*.

Provisoirement monospécifique, ce genre endémique de Madagascar semble être localisé uniquement dans la litière et sous les bois morts de la forêt dense sèche du domaine bioclimatique sub-

Source : MNHN, Paris

aride, c'est-à-dire au Sud de Belo-sur-Tsiribihina. Il est ainsi l'un des meilleurs indicateurs écologiques et biogéographiques parmi les Symphypléones.

l) *Pararrhopalites.*

Ce genre holotropical est connu à Madagascar par plusieurs « formes » qui peuplent la litière des forêts humides, y compris celles de montagne, subhumides et sèches, même près de Morondava, dans le domaine bioclimatique subaride ; par contre, il n'a pas été trouvé dans le fourré xérophile du Sud. Deux « formes » de *Pararrhopalites* peuvent être sympatriques (au niveau d'un échantillon de litière d'un litre). La distribution des espèces du genre est beaucoup moins révélatrice des conditions du milieu que celle de *Temeritas*.

m) *Collophora.*

Il est présent dans toute la zone holotropicale et, à Madagascar, dans tous les prélèvements de litière des forêts de bioclimats humide, subhumide et sec, jusqu'aux forêts de montagne, mais il n'est pas possible actuellement de dégager les grandes lignes de la distribution de ses « formes » dans cette aire.

n) *Sminthurinus.*

Ce genre cosmopolite est présent dans presque tous les biotopes ligneux à Madagascar. Une espèce originale (inédite) constitue l'un des deux éléments dominants du peuplement très pauvre des forêts sclérophylles à *Uapaca bojeri* des pentes occidentales.

o) *Stenognathellus.*

La répartition de ce genre cosmopolite, mais assez rare, n'est pas interprétable pour le moment. Une étude très minutieuse est nécessaire pour comprendre la place de ce genre dans le peuplement en Symphypléones. Actuellement, il a été reconnu dans l'Est, sur le massif du Marojezy, et dans l'Ouest, dans une forêt sèche, près de Morondava.

p) Les Dicyrtomidae.

Cette famille sera traitée globalement car, à une exception près, ses représentants sont très rares et disséminés dans la végétation ligneuse climacique mais deviennent l'élément largement dominant parmi les Symphypléones de toute formation secondaire ou récente. Les Dicyrtomidae, dont *Calvatomina* et l'extraordinaire *Papirioides*, caractérisent ainsi la forêt côtière orientale sur alluvions quaternaires, les forêts secondaires à *Ravenala madagascariensis* et les reboisements, mais aussi toute forêt apparemment intacte à l'exception de son sous-bois arbustif, abîmé ou coupé. De même, ils forment le second élément dominant de la synusie des Symphypléones des forêts sclérophylles à *Uapaca bojeri*, même dans ses peuplements très denses et apparemment intacts.

2. — Fourrés à *Philippia.*

Le *Philippia* (Éricacée) est une plante arbustive, très rarement un arbre. Il peut exister, à la faveur de filons de quartzite par exemple, à l'état dispersé dans les forêts humides et subhumides mais a acquis une grande extension principalement en altitude où il peut constituer des fourrés de hauteur variable (de 60 cm à 4 m) et parfois même des forêts climaciques comme à Anjavidilava, dans le massif de l'Andringitra, où ses représentants atteignent 8 m de hauteur. Les fourrés sont parfois climaciques, comme dans l'Andringitra central, à 2 500 m d'altitude, où ils constituent à peu près la seule végétation, en plaques, sur les dalles rocheuses ; très souvent, ce sont des stades de reconstitution du climax (Paulian et coll. 1973) dont les meilleurs exemples se rencontrent dans l'Ankaratra et l'Andringitra (Andohariana et Marositry). Il existe également quelques fourrés à *Philippia* près de la mer, sur la côte orientale, sur sables très grossiers provenant de l'érosion de filons de quartzite. Les *Philippia* malgaches ont subi une spéciation explosive rappelant celle des *Erica* sud-africains.

Le genre *Anjavidiella*, Symphypléone endémique de Madagascar, est inféodé au *Philippia*. Il

Source : MNHN, Paris

est presque impossible de le récolter sur les *Philippia* dispersés dans une forêt dense humide mais peut pulluler sur les fourrés, surtout lorsque leur hauteur est assez faible (jusqu'à 1,5 m) et qui sont alors le plus souvent des peuplements monospécifiques, stades de reconstitution du climax. Dans la forêt sclérophylle de montagne à *Philippia* (Anjavidilava), les populations d'*Anjavidiella* sont peu denses et peuvent parfois passer sur d'autres essences de la strate arbustive.

Le genre a subi la spéciation la plus explosive connue chez un Symphypléone à Madagascar. Comme la prospection est incomplète, il est impossible de se faire une idée d'ensemble de la systématique et de la distribution des nombreuses espèces de ce genre. Un exemple sera choisi pour illustrer les répercussions de facteurs sur la spéciation :

— facteurs climatiques stationnels : dans la partie Nord du massif de l'Andringitra, il existe trois types de climats stationnels selon que le facteur dominant est l'influence humide orientale (Anjavidilava), ou les vents d'orage de l'Ouest (Andringitra central ; plateau d'Andohariana et zone sommitale), ou qu'il s'agit de la zone d'affrontement de ces deux influences (Marositry et Vohidray, séparés géographiquement par Anjavidilava). Pour un même type de fourré à *Philippia*, le haut fourré (3 à 4 m de hauteur), il existe ainsi 4 espèces d'*Anjavidiella* dans le massif Nord ; dans l'Andringitra central, à 2 500 m, *A. andringitrensis*, sur le plateau d'Andobariana, *A. andohariana*ensis, à Anjavidilava *A. anjavidilavensis*, et sur le Vohidray *A. vohidrayensis*.

3. — *Milieux découverts.*

En fait, seuls certains milieux découverts ont fourni des peuplements relativement denses en Symphypléones. Par contre, la prairie à *Aristida* n'attire vraiment pas ce groupe de Collemboles. Je dois enfin signaler que les milieux perturbés n'ont pas spécialement retenu mon attention et, de ce fait, les distributions de genres qui seraient éventuellement inféodés à ces milieux sont très incomplètes.

a) *Denisiella.*

Ce genre holotropical a été trouvé à Madagascar sur la latérite à nu, humide et couverte de petites algues vertes, dans le Nord-Est du pays, à Joffreville (700 m) et sur le pourtour de la baie d'Antongil (5 à 50 m d'altitude).

b) *Sminthurides.*

Ce genre cosmopolite de biotope humide a peuplé de très nombreux milieux. A Madagascar, on le trouve dans de très nombreux biotopes ouverts des zones bioclimatiques humide et subhumide, depuis les hauts de plage et les prairies sur alluvions quaternaires de la baie d'Antongil jusqu'aux rochers humides dans le massif de l'Andringitra à 2 200 m d'altitude.

c) *Bovicornia.*

Sa répartition de type holotropical englobe également Madagascar où son biotope est significatif d'une conquête récente : les prairies sur alluvions quaternaires de la côte Est, sur le pourtour de la baie d'Antongil.

d) *Massoudia.*

Provisoirement monospécifique, ce genre endémique de Madagascar a été récolté en prairie, sur le versant occidental, près de Port-Bergé.

e) *Rastriopes.*

Le cas de ce genre a déjà été évoqué à propos de la forêt dense sèche du domaine subaride et du fourré xérophile du Sud. On peut trouver des peuplements très denses de *Rastriopes* sur les herbes tapissant le fond asséché des mares temporaires dans l'Ouest. Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier si le pourtour de ces mares temporaires était toujours occupé par ce genre en saison des pluies et, dans la négative, s'il était alors uniquement inféodé à la litière de la forêt.

Source : MNHN, Paris

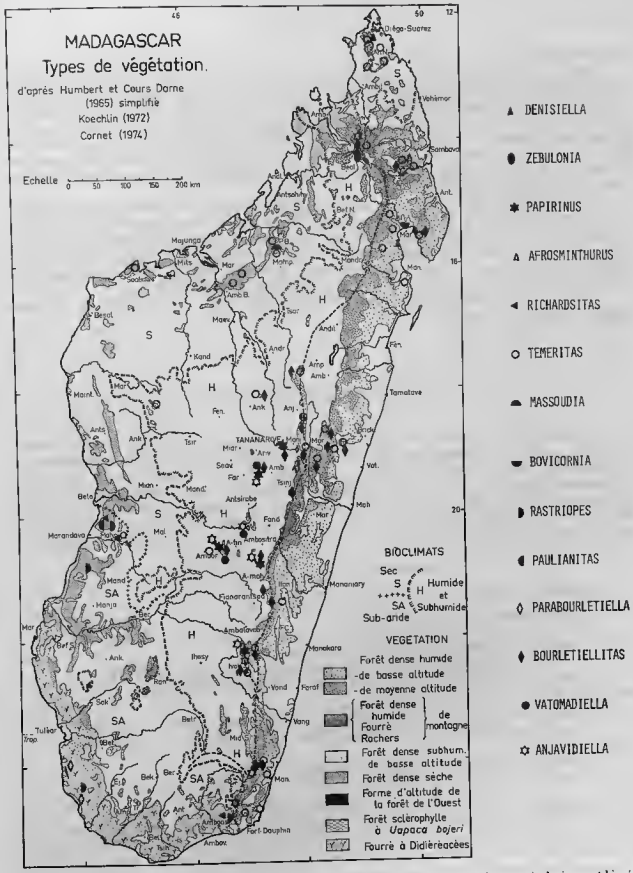

FIG. 63. — Lieux de récolte des genres de Symphypléones considérés comme bons indicateurs écologiques et biogéographiques à Madagascar.

Source : MNHN, Paris

f) *Vatomadiella*.

Ce genre endémique de Madagascar est connu provisoirement par 3 espèces inféodées aux rochers de faible développement qui parsèment les prairies altimontaines des massifs de l'Ankaratra, de l'Itremo et de l'Ibity. Les fauchages répétés de la prairie à la limite de ces rochers n'ont jamais fourni un seul individu du genre. Par contre, les rochers à grand développement ne paraissent pas supporter ce genre ; sa recherche systématique sur le massif du Marojezy a été infructueuse. Peut-être s'agit-il ici d'une des absences qui caractérisent les massifs du Nord ? Une nouvelle prospection de la zone sommitale du Tsaratanana, en principe favorable au développement de ce genre, et de l'Andringitra, en principe défavorable, permettrait de se prononcer.

Les massifs de l'Itremo et de l'Ibity sont essentiellement rocheux et l'érosion a agi de multiples façons sur les deux éléments prédominants, quartzite et itacolumite, offrant ainsi des biotopes variés et originaux. Dans chacun de ces deux massifs, une espèce distincte de *Vatomadiella* est inféodée aux mêmes formes rocheuses, les rochers de quartzite et les lames d'itacolumite, alors que les autres formations rocheuses ne semblent pas héberger ce genre ; ainsi, dans l'Itremo, une longue prospection sur un gros monolithe de granite n'a pas fourni un seul individu de *Vatomadiella*.

Les prospections, relativement peu nombreuses, sur les rochers en basse altitude n'ont pas permis d'y récolter ce genre.

C. — SYNUSIES CARACTÉRISTIQUES

La distribution des genres énumérés précédemment permet de définir des synusies propres aux différents biotopes de Madagascar. Il va de soi que tous les genres ne sont pas caractéristiques au même degré : certains définissent par leur seule présence un étage de végétation ou un domaine bioclimatique (*Papirinus*, *Paulianitas*, *Parabourletiella*, *Richardsitas*), d'autres interviennent par leurs espèces soit de manière très précise comme *Temeritas*, soit de manière plus floue comme *Sphyrotheca* ou *Pararrhopalites* ; enfin, certains genres strictement inféodés à un substrat précis reflètent, par leur spéciation, les détails du climat stationnel ou du biotope (*Anjavidiella*, *Vatomadiella*).

1. — *Domaines bioclimatiques humide et subhumide.*

L'étagement normal peut être défini ainsi (Fig. 64 et 65) :

— Forêt côtière sur sable : Dicyrtomidae ;
— Forêt de basse altitude (0-800 m), litière : *Temeritas* (espèce nº 1) et *Sphyrotheca sp.* ;
— Forêt de moyenne altitude (800-1 800 m), litière ;
• sous-étage à pluies dominantes : *Temeritas* (espèce nº 2) et *Bourletiellitas* ;
• sous-étage à brouillard et crachin (transect Brickaville-Tananarive par exemple) : *Temeritas* (espèce nº 3) et *Bourletiellitas* ;
— Forêt dense humide de montagne, litière : *Bourletiellitas*, *Papirinus* et *Sphyrotheca* ;
— Forêt dense sclérophylle de montagne, litière : *Bourletiellitas* et *Sphyrotheca* (souvent 2 espèces) ;
— Fourrés de montagne à *Philippia*, en fauchage : *Anjavidiella* ;
— Rochers de faible développement en prairie altimontaine : *Vatomadiella*.

Il convient de noter que des restes de forêt de 300 m² peuvent être parfaitement en équilibre du point de vue de la microfaune de la litière et contenir une synusie complète (forêt de moyenne altitude ou de montagne dans certaines têtes de vallée du massif de l'Itremo) alors qu'une forêt-galerie de 10 km de long et 0,5 km de large, près de Tsiroanomandidy, dont le sous-bois était très détérioré, ne contenait plus aucun élément caractéristique.

Source : MNHN, Paris

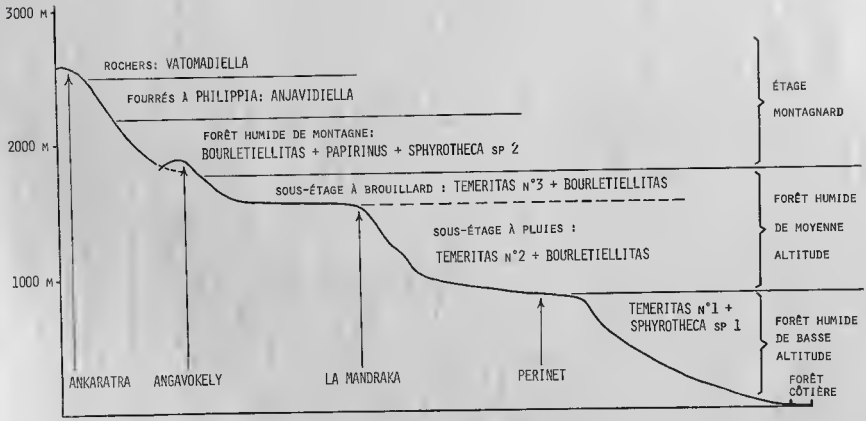

FIG. 64. — Étagement des synusies de Symphyléones caractéristiques des bioclimats humide et subhumide. Transect Brickaville-Tananarive, avec un décrochement sur le massif de l'Ankaratra (Est à Centre de Madagascar).

Source : MNHN, Paris

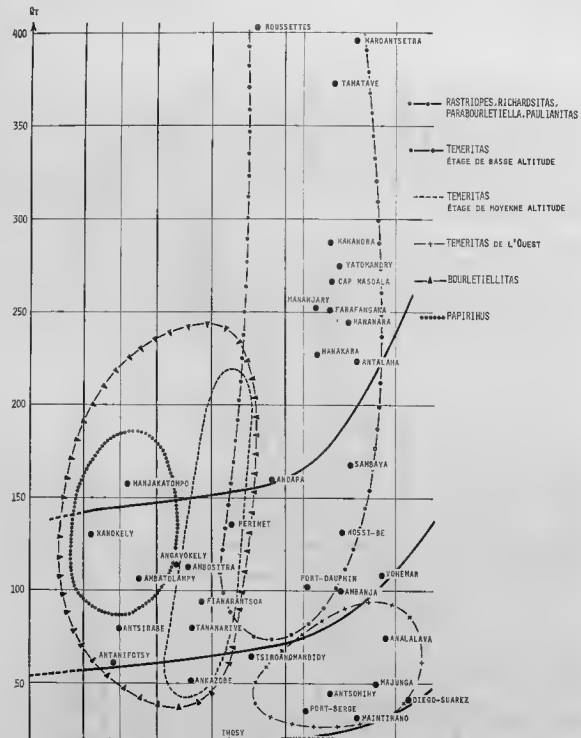

FIG. 65. — Répartition des genres de Symphypléones les plus caractéristiques du point de vue de leur écologie sur un climagramme dérivé du quotient pluviothermique d'Emberger modifié :

$$Q_T = \frac{P \times \frac{N}{365}}{2\,\frac{M + m}{2}(M - m)} \times 100$$

P = pluviométrie en mm ; N = nombre de jours de pluie dans l'année ; M = moyenne des maxima du mois le plus chaud en °C ; m = moyenne des minima du mois le plus froid en °C (fond du diagramme d'après MORA_T 1969 simplifié).

Source : MNHN, Paris

D'autres éléments de la microfaune de la litière permettent également de caractériser l'étagement défini ci-dessus : Collemboles Poduromorphes et Entomobryomorphes, Crustacés Amphipodes et Isopodes, ... mais avec une précision nettement moindre. Lorsque l'étagement de la végétation présente des limites altitudinales plus basses (Majorezy par exemple), il est souvent en parfaite concordance avec les données de la microfaune. Mais l'étagement des synusies de Collemboles Symphypléones ne suit pas toujours exactement celui de la végétation. Certains accidents topographiques peuvent avoir une incidence très faible sur la végétation, mais déterminer un microclimat très localisé à l'intérieur d'une formation végétale donnée et, de ce fait, modifier totalement la synusie de Symphypléones. Ainsi, dans les Chaînes Anosyennes, à 1 050 m d'altitude, la forêt dense humide de moyenne altitude renferme sur une surface de 200 à 300 m² seulement une synusie de forêt humide de montagne : au pied de la falaise (voir microclimatologie), la synusie avec *Temeritas anosyennensis* et *Bourletiellitas* est remplacée par celle à *Bourletiellitas*, *Papirinus* et *Sphyrotheca*. De même, à 110 m d'altitude dans le même massif, la vallée très encaissée renferme une synusie de moyenne altitude, avec *Temeritas anosyennensis* et *Bourletiellitas*, au sein d'une forêt de basse altitude. Seule la forêt peu accidentée d'Analalava, située entre la forêt côtière et le pied des Chaînes Anosyennes, constitue l'étage de basse altitude pour les Symphypléones dans cette région (*Temeritas mananteninensis*).

Les synusies de Collemboles Symphypléones permettent également de confirmer certaines hypothèses comme celle de Guillaumet et coll. (1975) à propos des massifs de l'Itremo et de l'Ibity qui « appartiennent à l'étage de la forêt dense sclérophylle qui ne doit être qu'un aspect, édaphique, du climax ». En effet, même sur le versant occidental de l'Itremo, on trouve trois types de formations arborées : la forêt humide de moyenne altitude (*Temeritas* et *Bourletiellitas*), la forêt humide de montagne (*Bourletiellitas*, *Papirinus* et *Sphyrotheca*) et, sur sol peu profond, les bois de tapias dont la synusie de Symphypléones est très pauvre. Il est possible de formuler cette hypothèse différemment : la forêt sclérophylle à *Uapaca bojeri* ne caractérise « l'étage des pentes occidentales » des botanistes, ou mieux, l'étage de moyenne altitude du domaine bioclimatique subhumide, que lorsque la faible épaisseur du sol ne permet pas l'installation de la forêt dense humide (qui existe par ailleurs dans le Bongolava, plus près de la côte Ouest; on sait d'autre part qu'il existe des forêts sclérophylles à *Uapaca bojeri* immédiatement à l'Ouest du lac Alaotra, sur la crête de la falaise de l'Angavo). On peut se demander si l'étage des pentes occidentales est bien une réalité puisque sa caractérisation ne peut être basée que sur une variante édaphique et non sur ses formations arborées climaciques. L'absence de Symphypléone caractéristique dans la forêt sclérophylle à *Uapaca bojeri*, même intacte (pk 12 sur la piste Ivato-Morondava), permet de penser que ce type de forêt n'est pas caractéristique d'un étage ou d'un domaine. Par contre, cette essence héberge une riche faune spéciale de Ptérygotes (Paulian, communication personnelle, 1977).

Dans les domaines bioclimatiques humide et subhumide, en milieu ouvert récent ou artificiel, on trouve *Denisiella* et *Bovicornia*.

2. — *Domaine bioclimatique sec.*

Le seul type de formation climacique est la forêt dense sèche caractérisée par *Temeritas* et diverses espèces de *Sphyrotheca*, *Pararrhopalites* et *Collophora*. Une série de « formes » de *Temeritas* se succèdent du Nord au Sud, vraisemblablement selon un gradient de sécheresse croissant.

En milieu découvert herbacé, on trouve *Massoudia*.

3. — *Domaine bioclimatique subaride.*

Deux formations climaciques se partagent ce domaine :

— la forêt dense sèche, au Sud de Belo-sur-Tsiribihina, dont la litière renferme *Richardsitas*, *Paulianitas* et *Rastriopes*. Ce dernier genre peut envahir certains milieux découverts très proches de la forêt;

— le fourré xérophile à Didiéréacées et *Euphorbia* caractérisé par *Richardsitas*, *Parabourletiella* et *Rastriopes*.

Source : MNHN, Paris

D. — CARACTÉRISTIQUES DU PEUPLEMENT EN SYMPHYPLÉONES DE MADAGASCAR

Seront envisagées successivement les caractéristiques de ce peuplement par rapport à la faune mondiale puis celles intéressant la différenciation générique et spécifique propre à Madagascar.

1. — *Affinités du peuplement malgache en Symphypléones.*

Dans l'ordre d'importance, on notera :

— les genres holotropicaux, c'est-à-dire appartenant à l'hémisphère Sud, l'Afrique du Sud, l'Araucanie, l'Antarctique et la région australienne exclus (bien que l'Australie pose des problèmes biogéographiques pour les Collemboles) : *Temeritas, Sphyrotheca, Afrosminthurus, Rastriopes, Pararrhopalites, Collophora, Denisiella, Bovicornia, Calvatomina* et *Papirioides*. Certains de ces genres n'ont pas été recensés dans l'une ou l'autre des grandes unités de la zone holotropicale mais la prospection épisodique qui y a été menée ne rend pas ces absences significatives.

Le genre *Papirinus* pose un problème par les caractéristiques de sa distribution : est-ce un genre holotropical (si son absence n'est pas significative dans la région néotropicale *s. str.*) ou paléotropical (avec une apophyse au Japon à des altitudes assez basses) ou un holantarctique qui aurait migré le long de la chaîne est-africaine ? De toute manière, sa présence à Madagascar dans la forêt humide de montagne, au Drakensberg, au Kivu et au Népal à plus de 2 500 m d'altitude en fait une relique de faune de l'hémisphère Sud à une époque plus froide qu'actuellement.

— les genres endémiques, au nombre de 8 :

• *Zebulonia*, connu d'une seule aire bien délimitée du massif du Tsaratanana, entre 1 600 et 2 000 m d'altitude ; il est issu d'un groupe cosmopolite de Katiannidae ;

• *Massoudia*, en milieu ouvert dans le Nord-Ouest du pays, est affine de deux genres de Bourletiellidae holotropicaux (*Bovicornia*) et holarctiques (*Kaszabellina*) ;

• *Richardsitas*, des formations arborées de la zone bioclimatique subaride de Madagascar, est affine de *Temeritas*, genre bolotropical ;

• la sous-famille des Parabourletiellinae, isolée des Bourletiellinae *s. str.* par certaines caractéristiques morphologiques et par son mode de reproduction primitif, et dont les 5 genres actuellement connus sont écologiquement très spécialisés : *Bourletiellitas* dans la litière des forêts humides de moyenne altitude et de montagne et de la forêt sclérophylle de montagne, *Paulianitas* dans la litière de la forêt sèche en bioclimat subaride, *Parabourletiella* dans le fourré xérophile du Sud-Ouest, *Anjavidiella* strictement inféodé aux *Philippia* et *Vatomadiella* sur les rochers de faible développement dans la prairie altimontaine.

— des éléments cosmopolites : *Sphaeridia, Sminthurides, Sminthurinus, Prorastriopes.*

Les indices de richesse spécifique sont évidemment impossibles à fixer, du moins pour les genres à forte spéciation, dans l'état d'avancement de l'étude systématique. Les genres à grande richesse spécifique (*Temeritas, Anjavidiella, Vatomadiella*) ont subi une spéciation intense dont l'origine est à rechercher dans la diversité écologique de leur aire de répartition. Les spectres d'espèces sont difficilement comparables à ceux des autres régions de la zone holotropicale, surtout parce que Madagascar est l'un des rares pays de cette zone où la prospection ait été menée de manière relativement complète et coordonnée.

Les lacunes du peuplement malgache en Symphypléones sont remarquablement réduites par rapport à la zone holotropicale. En fait, dans l'état actuel de nos connaissances sur la systématique et la répartition du groupe, elles se résument à :

Source : MNHN, Paris

— trois genres à faible spéciation par rapport à l'Afrique intertropicale : *Stenognathriopes*, *Sminthuridia* (monotypique ; de la savane ouest-africaine) et *Neosminthurus* (genre à répartition assez large : U.S.A., forêt dense humide de l'Afrique occidentale et centrale, Andes, Formose, Japon et quelques îles en Méditerranée) ;

— trois genres par rapport à la région orientale : *Parasphyrotheca*, *Stenognathriopes* et *Neosminthurus* ; il n'est pas tenu compte du genre *Deboutteville*a, monospécifique, de la zone intertidale pour laquelle les données sont à peu près nulles dans le reste du monde ;

— un genre, *Neosminthurus*, par rapport à la région néotropicale *s. str.*, si l'on admet que le genre *Katianna* est holantarctique (Antarctique, Araucanie, Kerguelen, Australie, Nouvelle-Zélande, Afrique du Sud — Drakensberg —) et est remonté secondairement en Argentine jusqu'à l'estuaire de la Plata et près de Tucuman, en altitude.

En résumé, Madagascar ne présente pas d'anomalie particulière par rapport à la zone holotropicale ; on peut considérer ce pays comme un continent — certes relativement petit — appartenant à cette zone, étant donné l'homogénéité de la faune des Symphypléones des diverses régions de la ceinture holotropicale. Ceci est assez remarquable si l'on songe à la multitude de cas cités par Paulian (1961), tant en ce qui concerne les affinités que les lacunes de la faune malgache. La cause de cette homogénéité réside vraisemblablement dans la grande ancienneté du peuplement des Collemboles qui était en place lors de la rupture entre Madagascar et l'Afrique mais qui avait pourtant conservé certaines possibilités évolutives. Par contre, les affinités de la faune malgache des Symphypléones avec l'Araucanie et la Nouvelle-Zélande sont nulles et celles avec l'Australie très réduites, non seulement au niveau des genres, mais également des phylums.

Par la suite, la diversité des conditions écologiques a fait jouer les potentialités évolutives qui ont produit l'endémisme spécifique et générique.

2. — *Diversification générique et spécifique à Madagascar.*

La caractérisation des régions phytogéographiques ou des étages de végétation par des genres bon indicateurs est la suivante, dans l'ordre décroissant :

— le fourré xérophile du Sud et du Sud-Ouest, avec 3 genres caractéristiques dont 2 genres endémiques ;

— la forêt sèche de la zone bioclimatique subaride, également avec 3 genres dont 2 endémiques ;

— l'étage montagnard où il convient de distinguer la forêt humide de montagne, avec 2 genres caractéristiques dont un endémique, les fourrés à *Philippia* avec un genre endémique et les rochers de faible développement en prairie altimontaine avec un genre endémique ;

— la forêt humide de moyenne altitude, avec 2 genres caractéristiques dont un endémique ;

— la région occidentale de basse altitude en bioclimat sec, avec un genre caractéristique non endémique en forêt et un genre endémique en milieu ouvert ;

— l'étage de basse altitude en zone bioclimatique humide, avec un genre caractéristique non endémique et, localement, un second genre également non endémique, en forêt ; en milieux ouverts, il n'existe aucun genre endémique.

De cette énumération, on peut conclure que la zone bioclimatique humide en basse altitude correspond le mieux au stock holotropical dont elle comprend d'ailleurs le plus grand nombre de genres mais où on ne trouve aucun genre endémique ; la pression des conditions écologiques y a été peu intense et s'est limitée à induire une spéciation relativement restreinte (chez *Temeritas* par exemple, alors qu'en moyenne altitude, la spéciation à l'intérieur du même genre est déjà plus intense). A l'opposé, l'étage montagnard et les formations arborées sèche et xérophile de la zone bioclimatique subaride ont vu le stock holotropical soumis à une forte pression écologique qui a permis le maintien de genres déjà spécialisés et bien adaptés (*Papirinus*, *Rastriopes*) et a induit la différenciation de genres endémiques inféodés à des conditions écologiques sévères et à des biotopes originaux (*Parabourletiella*, *Paulianitas*, *Richardsitas*, *Anjavidiella* et *Vatomadiella*).

Source : MNHN, Paris

Les types de spéciation reconnus par PAULIAN (1961) semblent être les mêmes pour les Collemboles Symphypléones :

• la vicariance par opposition Est-Ouest semble très rare ; pour ne considérer, en basse altitude (c'est le seul étage comparable), que le genre *Temeritas*, on s'aperçoit que ce genre à cycle vital assez long peut très bien peupler les forêts caducifoliées de l'Ouest au moins jusqu'à une certaine latitude (à préciser au niveau de Mahabo) correspondant à une période annuelle où l'humidité est suffisante. Dans cette zone, la saison des pluies où l'eau est immédiatement utilisable dans la litière, complétée par la période d'utilisation des réserves en eau du sol et où l'humidité est encore entretenue dans la litière, atteint 6 à 7 mois, ce qui est suffisant pour *Temeritas*. De ce fait, au-delà de cette période annuelle nécessaire au cycle vital, la spéciation est due à une vicariance de détail selon les caractéristiques écologiques étudiées précédemment (longueur de la saison humide *s. l.* pour l'Ouest, deux premiers étages de la végétation et accidents topographiques majeurs — seuils de Mandritsara et d'Ivohibe — pour l'Est) ; la spéciation de *Temeritas* sur la côte Nord-Ouest serait à qualifier de « spéciation en mosaïque » (PAULIAN 1961, dont l'exemple cité est fourni par la répartition des formes de *Propithecus verreauxi* et que l'auteur rattache aux clines). En dessous de 6 mois de saison humide, *Temeritas* est remplacé par *Richardsitas* ;

• il n'existe pas pour le moment d'exemple précis de cline ;

• les clades sont une forme fréquente de spéciation : *Anjavidiella* et *Vatomadiella* ont éclaté en nombreuses formes dérivées dont deux sont parfois sympatriques au niveau d'un biotope, mais qui, le plus souvent, s'excluent géographiquement dans le détail. L'imprécision dans la définition des biotopes est vraisemblablement responsable de la présence de deux espèces « sympatriques » dans un même prélèvement ; il est en effet très difficile d'adapter sur le terrain la taille de l'échantillon à l'espace vital d'un Symphypléone, du moins dans une prospection qualitative qui cherche à obtenir une synusie complète dans un prélèvement le plus homogène possible ; un litre de litière ou un seul coup de fauchoir sur un endroit limité d'un seul *Philippia* donnent une idée de ce que j'appelle le biotope « litière » ou « *Philippia* » ; c'est à ce niveau que je qualifie provisoirement deux espèces du terme de sympatrique, mais il est évident qu'une étude très précise montrerait des différences éthologiques, trophiques, etc...

La dérive génétique paraît très faible à Madagascar ; en effet, on ne peut trouver généralement que des taux insignifiants de variabilité à l'intérieur d'une même espèce. La cause de cette faible dérive génétique réside vraisemblablement d'une part dans l'ancienneté du groupe et d'autre part dans l'ampleur des populations. Certes, on peut trouver des taux importants d'anomalies chez certaines espèces, comme *Vatomadiella pauliani* sur les rochers sommitaux du massif de l'Ankaratra par exemple mais ceci est peut-être à mettre en relation avec les anomalies du magnétisme terrestre qui caractérisent les sommets de ce massif volcanique.

Enfin, l'opposition prairie-forêt est évidente. Il faut noter que le groupe des Symphypléones est un bon indicateur à ce titre puisqu'il s'agit en majorité d'épigés, directement sensibles aux conditions stationnelles d'une part et que l'évolution de leur anatomie — tégument et système trachéen — et de certaines de leurs réactions écophysiologiques, en particulier la rétention hydrique, montre qu'ils sont un groupe pionnier dans la conquête du milieu aérien non tamponné du point de vue hygrométrique d'autre part, la frontière entre les milieux aériens tamponné et non tamponné étant la surface supérieure de la litière de la forêt. A Madagascar, la prairie est secondaire sur de grandes étendues régulièrement parcourues par les feux. Le sol est alors induré et la matière végétale à forte proportion de silice est peu appétente ; la faune des Symphypléones y est d'une très grande pauvreté, comme l'atteste l'absence quasi totale de Collemboles sur la base de la toile de chasse des lépidoptérologistes, la nuit ; en comparaison, la lampe à U.V. attire des milliers de Collemboles sur les prairies recouvrant le fond asséché des mares temporaires dans l'Ouest.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Au sein des Aptérygotes et plus particulièrement des Collemboles, le groupe des Symphypléones est d'un intérêt exceptionnel par les multiples adaptations qui ont fait de lui un pionnier dans la conquête du milieu épigé et, spécialement, du milieu aérien découvert ; de plus, les particularités de son développement postembryonnaire consacrent l'importance très grande de la première mue à l'état libre.

Le groupe a vu un nombre variable de segments thoraciques et abdominaux se condenser en un tagme viscéral globuleux, ce qui représente la plus grande masse par unité de surface. Cette condensation plus ou moins complète des segments thoraciques et abdominaux est encore observable dans l'ontogénie du genre actuel *Sminthurinus* dont le groupe *aureus* ne voit le cinquième segment abdominal fusionner avec le tagme viscéral qu'après la première mue ; la phase juvénile I d'une part, et les phases juvénile II et adulte d'autre part ne présentent pas la même condensation de segments dans le grand abdominal.

Du point de vue morphologique et anatomique, de très nombreux organes sont sujets à des variations importantes lors de la première mue, puis d'amplitude restreinte lors des mues ultérieures ; en particulier, l'armement en trichobothries, les filaments du tube ventral, le rétinacle n'acquièrent leurs caractéristiques définitives qu'au deuxième stade. Mais c'est principalement le développement parallèle d'un tégument plus ou moins profondément modifié et d'un système trachéen de plus en plus complexe chez certains genres de Sminthuridae et chez les Bourletiellidae qui mérite d'être souligné ; ici encore, le premier stade se distingue par ses caractères archaïques puisqu'il présente un tégument à ornementation épicuticulaire constituée presque uniquement de grains primaires typiques et, lorsqu'il existe, un système trachéen réduit ; ce n'est qu'à partir du deuxième stade que la structure tégumentaire et l'extension du système trachéen caractéristiques du genre sont atteintes.

L'étude anatomique et morphologique des Symphypléones montre que les genres qui ont conquis les milieux découverts secs sont ceux dont le système trachéen est le plus développé et dont le tégument est le plus modifié ; l'exemple du genre *Kaszabellina*, parmi les Bourletiellidae, qui est uniquement connu des steppes désertiques du Gobi, est très démonstratif à cet égard.

La redéfinition de caractères déjà utilisés, l'établissement de nouveaux caractères et l'analyse de leurs variations a permis de mieux situer les bases de la systématique du groupe, d'éliminer des genres basés sur des caractères de stades jeunes, en particulier sur ceux de la phase juvénile I (*Metakatianna*), d'éviter les attributions génériques erronées dues à des caractères variables au cours du développement postembryonnaire (Dicyrtomidae, *Neosminthurus*, *Lipothrix*), de compléter les diagnoses de genres présentant des particularités lors de leur phase juvénile I (*Collophora*, *Sminthurinus*, *Sminthurus*, *Allacma*) ou des caractères trop sommairement définis (Katiannidae, Dicyrtomidae, Bourletiellidae). En principe, tous les immatures doivent pouvoir être déterminés au niveau générique et leur stade peut être fixé, ce qui est important dans l'établissement de la structure d'une population.

Si l'on exclut les genres hygrophiles de petite taille qui ont pu peupler, sans adaptation spéciale, des milieux découverts très humides parce que leurs mensurations leur permettaient d'être entièrement inclus dans la couche d'air à saturation qui recouvre le substrat, la conquête du milieu aérien découvert est le résultat du développement au sein des Symphypléones d'une série de stratégies adaptives biologiques qui concernent les caractéristiques écophysiologiques par les possibilités accrues

Source : MNHN, Paris

dans la rétention hydrique et le métabolisme, le comportement reproducteur, le cycle vital, la phase d'activité sexuelle.

Du point de vue écophysiologique, deux fonctions sont particulièrement intéressantes à discuter :

— la rétention hydrique : les Symphypléones sont capables d'opposer une résistance cuticulaire à la diffusion de vapeur d'eau (rapport entre déficit de saturation et flux d'évaporation corporelle) très variable selon les genres (Vannier 1973) : ainsi, *Dicyrtoma fusca*, sans trachée, présente une courbe de transpiration typique des animaux qui ne peuvent contrôler leurs dépenses hydriques alors qu'*Allacma fusca*, à système trachéen bien développé, est capable de maintenir longtemps son flux d'évaporation corporelle à un taux très faible, en phases juvéniles II et adulte. On pourrait penser que le système trachéen, la modification de structure du tégument et la couche lipoprotéique qui recouvre l'épicuticule fournissent une interprétation valable de la constance du flux d'évaporation corporelle ; deux arguments permettent de penser que le tégument tout au moins n'est qu'un frein à la diffusion de la vapeur d'eau : le tégument ne peut être à lui seul le siège d'une régulation, active par définition, du flux d'évaporation d'une part, et, d'autre part, *Seira domestica*, un Entomobryen dont l'ornementation épicuticulaire est composée uniquement de grains primaires typiques, avec un revêtement de soies et d'écailles, arrive à réguler son flux d'évaporation corporelle à un niveau inférieur même à celui d'*Allacma fusca* (Vannier 1973). Le rôle actif pourrait bien être joué par l'hémolymphe qui présente un coefficient de viscosité élevé ; la charge en soluté de l'hémolymphe, composée vraisemblablement en partie de protéines, semble être un facteur beaucoup plus important de régulation interne des dépenses hydriques à laquelle contribue peut-être aussi l'utilisation de l'eau métabolique comme compensation des pertes hydriques par transpiration (Vannier 1973, Betsch et Vannier 1977).

Il est remarquable de noter également que la tendance à conquérir les milieux aériens libres s'accompagne d'une charge hydrique plus importante : la moyenne des teneurs en eau corporelle sur un échantillon de 30 *Allacma fusca*, Symphypléone à système trachéen, était de 406,04 % ± 75,83 en août 1971 (Vannier 1973) ; dans le genre *Orchesella* (Entomobryen), l'espèce la plus épigée, *O. villosa*, présente une teneur en eau corporelle de 414,85 % ± 65,00 alors que *O. minor*, à la même date, ne contient que 300,21 % ± 39,34 (Vannier et Verhoeff, sous presse). En principe, les plus jeunes individus d'une population d'*Allacma fusca* sont plus riches en eau que les plus âgés (Vannier 1973) encore que cette observation ne soit pas générale puisqu'il peut exister une inversion de la balance hydrique à certaines périodes de l'année chez l'Entomobryen *Tomocerus minor* (Vannier 1975).

Les expériences sur la rétention hydrique des différents stades d'*Allacma fusca* permettent aussi de donner une réponse très partielle au problème posé par Jenkin et Hinton (1966) et Hinton (1973) concernant les limites d'un intermue, face à la position classique exposée en particulier par Wigglesworth : le début et la fin d'un stade se situent à l'apolysis et non à l'ecdysis. Le premier stade d'*Allacma fusca* est un matériel de choix du point de vue écophysiologique puisqu'il ne peut réguler ses dépenses hydriques ; les résultats obtenus sur des animaux en préparation de mue très avancée montrent que ces individus ne peuvent effectuer de régulation de leurs dépenses hydriques ; sous ce rapport, il n'existe pas de différence significative entre le premier stade avant et après l'apolysis (Betsch et Vannier 1977, tableau 1).

Il est à noter que la fragilité du premier stade est un phénomène vraisemblablement général ; l'expérience du feu de litière sur une population de *Sminthurinus signatus* qui se trouvait à la limite sol-litière (Vannier 1978) a montré que ce stade était touché à 50 % alors que le second n'en avait pratiquement pas été affecté.

— la respiration : pratiquement, seul Zinkler (1966) a étudié cette fonction au niveau d'une espèce et même d'un individu ; cet excellent travail comporte deux faiblesses qui concernent le nombre relativement réduit des observations et le fait que l'auteur n'ait pas établi certaines relations avec la présence ou l'absence du système trachéen bien qu'il fasse mention des structures respiratoires. En résumé, ses conclusions et le commentaire qui en découle sont les suivants :

Source : MNHN, Paris

• les Arthropléones ont des besoins en oxygène proportionnels à la surface du corps, c'est-à-dire ont une respiration cutanée, ce qui ressort de la formule $Y = a.X^b$ (Y = besoins en oxygène, X = poids de l'animal, a et b étant des constantes) où, pour l'ensemble des espèces observées par ZINKLER, b = 0,74. L'auteur n'a pas fait ce calcul pour les Symphypléones par insuffisance de données ; mais les résultats obtenus sur *Dicyrtomina minuta* (sans trachée) d'une part, et sur *Sminthurus viridis* et *Allacma fusca* (nommés « les gros Symphypléones » par l'auteur ; avec système trachéen) permettent tout de même de se faire une idée des phénomènes respiratoires chez les Symphypléones. *Dicyrtomina minuta*, sans trachée, occupe une place normale dans la série des Collemboles pour les besoins en oxygène ; ZINKLER avait établi que, chez les 13 espèces étudiées, la consommation d'oxygène par unité de poids était d'autant plus élevée que le poids de l'individu est plus faible, cette règle étant valable pour les Arthropléones et pour *Dicyrtomina minuta*, seul Symphypléone sans trachée qu'ait étudié cet auteur. Par contre, *Sminthurus viridis* et *Allacma fusca*, au repos, ont des besoins en oxygène doubles de ceux des Arthropléones de poids équivalent ; de ce fait, b a toutes les chances d'être plus proche de 1 ; ceci indique que la consommation d'oxygène tend à être proportionnelle au poids, et non plus à la surface corporelle, et démontre que les trachées sont bien fonctionnelles. Il reste évidemment à effectuer une étude systématique de la respiration chez plusieurs genres de chacun des deux types de Symphypléones, à respiration uniquement cutanée et à respiration cutanée et trachéenne ; de plus, dans le deuxième groupe, cette étude doit être menée de manière extrêmement précise, stade par stade, pour déceler éventuellement l'effet de la modification du système trachéen au cours du développement postembryonnaire. En termes de productivité, on notera que les Symphypléones à système trachéen ont, à poids égal, un métabolisme 4 fois plus élevé en activité que les Arthropléones, ce qui leur confère certainement un rôle important dans la chaîne alimentaire au niveau de la litière en particulier et explique pourquoi ils atteignent un poids imposant (pour un Collembole !) malgré une période de vie relativement courte (7 mois pour une femelle d'*Allacma fusca* qui atteint alors presque 5 mg).

• les Collemboles doublent leur consommation d'oxygène lorsqu'ils sont en activité (ZINKLER 1966), ce qui est également le cas des Isopodes terrestres (WIESER 1962) ; à titre de comparaison, les animaux vivant normalement dans les interstices inondés du sol et dont l'activité locomotrice est constituée par la nage augmentent leur consommation d'oxygène de 5 % seulement par rapport aux besoins au repos (NIELSEN 1949) alors que les Insectes supérieurs multiplient cette consommation par 100 (KROGH 1941). L'acquisition des ailes n'a donc été possible que grâce à une faculté d'élévation phénoménale du métabolisme de repos.

• ZINKLER note une adaptation à la vie en milieu découvert susceptible d'être soumis à une forte insolation chez *Sminthurus viridis*, seul Symphypléone et seule espèce de milieu découvert étudié dans une série de 5 Collemboles en ce qui concerne l'accroissement des besoins en oxygène en fonction de la température. Cette espèce présente un Q_{10} de 2,07, valeur faible comparée à celles des quatre autres espèces variant entre 2,54 et 2,92 ; *Sminthurus viridis* était la seule des 5 espèces pour laquelle les besoins en oxygène ont pu être mesurés à + 28° C. A cette même température, les besoins en oxygène des Arthropléones sont devenus trop importants pour qu'une vie normale soit possible, selon l'auteur ; très vraisemblablement, ces besoins ne sont trop importants que parce que seule la respiration cutanée assure l'apport en oxygène chez les Arthropléones (et chez les Dicyrtomides, non étudiés à + 28° C). C'est très certainement le système trachéen de *Sminthurus viridis* qui permet un apport d'oxygène suffisant à + 28° C.

Le comportement reproducteur a évolué, chez les Symphypléones, depuis le mode général des Collemboles qui consiste en un dépôt et une prise du spermatophore au hasard, vers une parade nuptiale de type primitif (BETSCH-PINOT 1976) chez deux des genres les plus évolués de la famille des Sminthuridae, enfin vers la parade nuptiale de type spécialisé que l'on rencontre dans les familles des Sminthurididae et des Bourletiellidae. Il est à remarquer qu'ici également, l'évolution du comportement reproducteur est parallèle à la conquête du milieu aérien découvert : parmi les parades nuptiales de type primitif, le mâle du genre de forêt *Allacma* dépose encore 5 spermatophores en moyenne pour une prise alors que le mâle du genre de prairie *Sminthurus* n'en dépose qu'un seul, mais il faut signaler que

Source : MNHN, Paris

dans les deux cas, ces spermatophores sont déposés quel que soit l'état de réceptivité de la femelle (Betsch-Pinot 1976 et 1977) ; chez les Sminthurididae et les Bourletiellidae (à l'exception de la lignée malgache des Parabourletiellinae) qui sont en majorité des animaux de milieux découverts, le mâle ne dépose l'unique spermatophore qu'au terme d'une parade nuptiale complexe et souvent très longue qui ne peut aboutir si la femelle n'est pas réceptive (Bretfeld 1970). La conquête des milieux aériens découverts est à mettre en relation avec une prise de spermatophore suivant de très près son dépôt. Seule la lignée malgache des Parabourletiellinae n'a, semble-t-il, pas développé de parade nuptiale ; deux de ses genres sont inféodés à des biotopes découverts, les fourrés à *Philippia* et les rochers de faible développement en prairie altimontaine, mais dans les deux cas, l'aire de répartition est limitée aux zones bioclimatiques humide et subhumide à saison sèche absente ou réduite et alors compensée par les brouillards.

Il est intéressant de citer ici les observations de Bretfeld (1977) sur *Heterosminthurus insignis*, espèce bisexuelle vivant en populations dispersées dans les milieux découverts : la phase d'activité sexuelle est égale à 66 % d'un cycle reproducteur, ce qui augmente considérablement les chances de rencontre des sexes ; l'auteur cite, à titre de comparaison, l'Entomobryen *Sinella curviseta* (Waldorf 1971), espèce bisexuelle vivant en agrégation, où cette proportion n'est que de 7 %.

Les Symphypléones ont vu le nombre d'intermues de leur cycle vital se réduire de manière très prononcée ; par contre, les stades correspondant aux tailles moyennes et supérieures d'une espèce ont vu leur durée très nettement prolongée. De ce fait, de grandes variations de taille et de poids interviennent à l'intérieur de chaque intermue. Le nombre d'intermues pendant la phase adulte est réduit à 5 chez les femelles des plus gros Symphypléones et, dans la plupart des genres, à un seul stade pour les mâles, ce qui annonce les Hexapodes Ectognathes avec un seul stade adulte. Le déterminisme de l'arrêt du développement des mâles après un seul intermue n'est pas encore élucidé. Pour les genres sans trachée qui vivent toute l'année, le chevauchement des générations permet aux femelles d'être toujours en présence de mâles quelle que soit la saison. Par contre, chez les Symphypléones trachéates (*Bourletiella, Deuterosminthurus, Heterosminthurus, Allacma, Sminthurus*, en pays tempérés de l'hémisphère boréal), il existe un synchronisme à peu près parfait de la première génération et donc de l'apparition des mâles et des femelles au premier stade adulte ; mais le seul stade mâle adulte d'*Allacma fusca* semble, d'après des prélèvements hebdomadaires encore incomplètement exploités de M.-C. Betsch-Pinot, avoir une durée nettement supérieure à celle du stade femelle correspondant puisque les mâles cohabitaient en août 1976 avec des femelles toutes au second stade adulte.

Si de nombreuses stratégies adaptatives annoncent les Insectes supérieurs, il subsiste des points faibles même parmi des genres très performants en phases juvénile II et adulte du point de vue de la rétention hydrique. En particulier, la mue des Collemboles est de type humide, avec perte d'un liquide exuvial à l'ecdysis ; mais la période de récupération d'*Allacma fusca* (donnée inédite de Vannier) après la mue est nettement plus courte que celle de l'Entomobryen *Seira domestica* (Vannier 1973).

Enfin, quelques genres de Sminthurídae (*Sminthurus*) et de Bourletiellidae (certains *Deuterosminthurus, Bovicornia*), de milieux prairiaux, sont passés du stade décomposeur aux herbivores stricts dont la nourriture est presqu'exclusivement composée de parenchyme chlorophyllien et de faisceaux ligneux accompagnés souvent de grains de pollen. *Sminthurus viridis* est d'ailleurs devenu un véritable fléau sur la luzerne en Australie et en Afrique du Sud, alors que, dans sa zone d'extension normale, l'Europe, ses populations sont beaucoup plus limitées et n'occasionnent pas de dégâts notables.

Le développement postembryonnaire des Collemboles Symphypléones présente ainsi, des points de vue morphologique, anatomique et écophysiologique, son véritable clivage entre la phase juvénile I d'une part et les phases juvénile II et adulte d'autre part (Betsch 1975, Betsch et Vannier 1977). Le clivage entre la période juvénile *s.l.* et la phase adulte est évidemment important, mais sur le seul plan de la reproduction alors que celui qui intervient lors de la première mue après l'éclosion est capital puisqu'il détermine l'habitat de l'espèce ; selon les adaptations de la phase juvénile I d'une part et des phases juvénile II et adulte d'autre part, un genre ou une espèce sera limité à la forêt dans la litière *s.l.* (*Dicyrtoma, Dicyrtomina*), à la forêt avec des possibilités de fréquenter les strates herbacées et même arbustive basse après la première mue (*Allacma*) ou pourra coloniser les milieux découverts

Source : MNHN, Paris

à fortes variations de l'humidité atmosphérique (*Sminthurus, Bourletiella*, certains *Deuterosminthurus*).

Les niches écologiques peuvent ainsi être différentes au cours du cycle vital. Cassagnau (1973) avait déjà signalé ce fait chez les populations écomorphiques : à la belle saison, les individus écomorphiques sont atteints par une crise métabolique et migrent en profondeur dans des substrats à faible tension d'oxygène. Chez les Symphypléones les plus évolués, le clivage entre la phase juvénile I, fragile, et les phases juvénile II et adulte, beaucoup plus résistantes, est une donnée constante, sans que les populations soient dans un état particulier. Chez *Allacma fusca* (Betsch et Vannier 1977), les juvéniles II et les adultes sont capables de coloniser les milieux découverts ce qui est attesté par la variété des biotopes qu'ils occupent dans la forêt, mais sa phase juvénile I, incapable d'effectuer une régulation de ses dépenses hydriques et de vivre en déficit hygrométrique pendant un demi-nycthémère complet, le temps de récupérer de l'eau pendant la nuit, oblige l'espèce à rester dans la forêt. Chez *Sminthurus viridis*, la phase juvénile I est capable de résister plus d'un demi-nycthémère en déficit hygrométrique prononcé, par une régulation de ses dépenses hydriques à un niveau acceptable bien que nettement plus élevé que chez les juvéniles II et les adultes ; de ce fait, l'espèce peut effectuer son cycle complet en milieu découvert (expériences inédites effectuées par Vannier et Betsch ; article en préparation). Bien que les données écophysiologiques concernant la transpiration soient limitées pour le moment à *Allacma fusca* et à *Sminthurus viridis*, les types d'habitat des deux genres *Allacma* et *Sminthurus* montrent que l'interprétation ci-dessus semble valable pour toutes leurs espèces ; par une expérimentation exhaustive, il sera possible de le vérifier et également d'élucider la cause des possibilités différentes de colonisation des autres Symphypléones. Contrairement à une opinion extrêmement répandue selon laquelle seule l'espèce serait une notion objective, on peut dire, à la lumière de l'exemple d'*Allacma fusca* et de *Sminthurus viridis*, que le genre est également une notion objective, par les différences d'adaptations écologiques non seulement au niveau des adultes mais aussi, et peut-être surtout comme ici, au niveau de la phase juvénile I : un genre donné, par un nouveau spectre d'adaptations, pourra coloniser un biotope ou même un écosystème différent et avoir ainsi une fonction différente ; ses diverses espèces, par leurs niveaux propres d'adaptation à l'intérieur du spectre d'adaptations du genre, occuperont toutes les niches écologiques correspondant aux données physiques et biologiques de ce biotope ou de cet écosystème.

La possibilité de s'affranchir des milieux couverts, tamponnés, est ainsi offerte à deux types de Symphypléones : à des genres de petite taille, sans trachée, exclusivement sur des substrats humides ou aqueux ou à de grandes espèces pourvues d'un système trachéen à condition que leur phase juvénile I soit capable de résister à la dessication pendant une période suffisante, plus d'un demi-nycthémère.

On peut établir, d'une manière générale, une corrélation entre l'intensité de la spéciation et le biotope selon la présence ou l'absence de système trachéen : parmi les genres dépourvus de trachée, ceux qui présentent une spéciation explosive sont des genres de forêt (et de grotte éventuellement) alors que, parmi les genres pourvus d'un système trachéen, les spéciations explosives sont le fait de représentants de biotopes découverts. Pour reprendre l'exemple de Madagascar où les biotopes sont connus pour chaque espèce, en forêt, *Temeritas*, dépourvu de trachée, présente une spéciation intense tandis que *Bourletiellitas, Paulianitas* et *Parabourletiella*, pourvus de trachées, ont une spéciation faible ; en milieux découverts, *Vatomadiella* et surtout *Anjavidiella*, à système trachéen, ont été pulvérisés selon les caractéristiques climatiques d'une part, physionomiques pour la végétation et les systèmes rocheux d'autre part. En zone holarctique, la forêt (et les grottes pour l'un des genres) est le siège d'une spéciation intense pour *Sminthurides, Arrhopalites, Sminthurinus* et les Dicyrtomidae, dépourvus de trachée, alors qu'*Allacma*, à système trachéen, est paucispécifique ; en milieux découverts, *Jeannenotia*, sans trachée, est monospécifique tandis que *Sminthurus, Bourletiella, Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus*, à système trachéen, présentent des spéciations moyennes ou intenses.

Les cycles annuels dépendent également, du moins dans les pays tempérés (où les températures minimales avoisinent 0° C ou sont même inférieures), de la présence d'un système trachéen. Les genres dépourvus de trachée sont présents toute l'année et l'on observe un chevauchement continu des générations avec, selon les espèces, des abondances marquées en été ou en hiver. Par contre, les genres pourvus d'un système trachéen sont en principe absents en hiver ; leur disparition en fin octobre ou début novembre paraît simultanée, de même que leur réapparition en mars ou avril ; mais

Source : MNHN, Paris

on peut observer, à l'occasion d'une période à température douce en janvier ou février, des éclosions parmi ces genres à trachées. Chez ces derniers, la disparition brusque de la génération présente en automne pose en fait deux problèmes : le premier est le déterminisme de la mort des individus qui relève vraisemblablement du facteur thermique. Le second est plus complexe car, d'après des observations personnelles inédites que je n'ai pas eu le temps de vérifier par une expérimentation poussée, les œufs pondus par les femelles de la dernière génération, en octobre, se développent immédiatement, du moins jusqu'au moment où les taches oculaires, les antennes et les pattes sont bien visibles, puis restent dans cet état pendant une très longue période, même si on les place à température optimale (15 à 20° C) ; par contre, les élevages ayant été placés au froid (4 à 6° C) pendant un mois, les œufs ont éclos quelques jours après avoir été remis à la température du laboratoire ; cette sorte de « vernalisation » des œufs de résistance en hiver devra évidemment faire l'objet d'une étude minutieuse tant en ce qui concerne ses modalités que les groupes chez lesquels ce phénomène se produit.

Enfin, le clivage entre la phase juvénile I, fragile, et les phases juvénile II et adulte, plus résistantes, chez les Symphypléones amène à se poser le problème de la signification de la différence d'adaptation qui existe entre la phase juvénile I et les autres phases et qui pourrait faire penser à la métamorphose. Chez certains hétérométaboles et chez les holométaboles, il existe très souvent une différence d'adaptation entre deux phases du cycle vital. Mais ici, chez les Symphypléones, le clivage intervient presque au début de la période juvénile et ne donne pas lieu à une crise métabolique ; il semble qu'il s'agisse d'une aventure spécifique des Collemboles, peut-être même des Aptérygotes (cf. Tuxen 1950 : apparition d'un système trachéen rudimentaire au deuxième stade d'*Eosentomon*).

L'intérêt phylogénétique du premier stade des Symphypléones est considérable puisque ce stade représente, par de très nombreux points, une forme ancestrale et qu'il constitue, par ses caractères écophysiologiques, un rappel d'une écologie ancestrale. Au sein des Collemboles, c'est dans le groupe des Symphypléones que certains genres ont pu le mieux s'affranchir des conditions écologiques tamponnées qui régnent dans le sol et conquérir, grâce à une série d'adaptations, le milieu aérien libre. Cette caractéristique en a fait un groupe particulièrement intéressant comme indicateur des conditions écologiques des milieux épigés.

L'intérêt du groupe des Symphypléones est enfin très important en biogéographie qui appréhende l'interaction entre les facteurs historiques et les conditions écologiques actuelles. L'ancienneté du groupe et le rôle de bon indicateur écologique en font un matériel de choix dans la caractérisation des zones bioclimatiques, des étages de végétation et des biotopes à l'intérieur d'une région ou sous-région.

Dans l'exemple de Madagascar, la répartition des genres caractéristiques sur le climagramme pluviothermique d'Emberger montre que, dans les zones bioclimatiques humide et subhumide, les espèces de *Temeritas*, *Bourletiellitas* et *Papirinus*, toutes de forêt, se partagent en un ou deux étages de végétation selon leur degré de sténothermie ; *Vatomadiella* recouvre la même zone du climagramme que *Papirinus*, mais en milieu découvert, sur rochers ; quant à la zone bioclimatique subaride où se superposent sur le climagramme *Richardsitas*, *Rastriopes*, *Paulianitas* et *Parabourletiella*, seuls les deux derniers genres cités caractérisent respectivement la forêt sèche et le « bush » à Didiéréacées et *Euphorbia* dont les microclimats sont très différents en saison des pluies, principalement du point de vue de l'hygrométrie de l'air, et dont l'apport trophique est évidemment aussi très différent. On pourrait objecter que, dans le cas de *Temeritas*, *Bourletiellitas* et *Papirinus*, leur présence tient plus à l'étage de végétation et donc à l'apport de nourriture qu'au facteur température, mais le rôle de ce dernier est particulièrement bien mis en évidence dans le cas des anomalies de répartition dans le Sud-Est du pays où l'on constate la présence non seulement d'un genre, mais de la synusie complète caractéristique d'une formation végétale d'altitude plus élevée au sein d'un groupement végétal donné. A l'opposé, le genre *Anjavidiella*, inféodé aux *Philippia*, est nettement eurytherme ; si les fourrés de *Philippia* se trouvent en majorité dans l'étage de montagne, il en existe également sur les sables et les quartzites de la frange côtière, dans le Sud-Est notamment. Les diverses formations climaciques de Madagascar sont ainsi fréquentées chacune par un nombre variable de genres caractéristiques, ce nombre étant d'autant plus élevé et comportant d'autant plus de genres endémiques que les conditions écologiques de la formation sont plus éloignées de celles qui règnent dans la forêt dense humide de basse altitude qui semble donc être l'écosystème de base et de référence dans la zone holotropicale.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Absolon, K., 1907. — Zwei neue Collembolen-Gattungen. *Wien. entomol. Ztg.*, 26 : 335-343.

*Alexander, A. J., 1955. — Mating in scorpions. *Nature*, 178 : 867-868.

*Alexander, A. J., 1962. — Courtship and mating in amblypygids (Pedipalpi, Arachnida). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 138 : 379-383.

Altner, H., K. D. Ernst et G. Karuhize, 1970. — Untersuchungen am Postantennalorgan der Collembolen (Apterygota). 1. Die Feinstruktur der postantennalen Sinnesborste von *Sminthurus fuscus* (L.). *Z. Zellforsch.*, 111 : 263-285.

*Angermann, H., 1955. — Indirekte Spermatophorenübertragung bei *Euscorpius italicus* (Hbst.) (Scorpiones, Chactidae). *Naturwiss.*, 42 : 303.

Arlé, R., 1961. — Novas espécies de Colêmbolas aquáticas (nota preliminar). *Atas Soc. Biol., Rio de Janeiro*, 5 : 34-37.

Arlé, R., 1971. — Collembolos d'Amazonie. III. — Quelques Symphypléones du Bas-Amazone et complément à la description de *Deuterosminthurus aueti* Arlé, 1961. *Bol. Mus. Paraense E. Goeldi, n.s., Zool.*, 75 : 1-11 ; 7 pl.

Arlé, R. et A. E. Guimaraes, 1976. — *Ptenothrix utingae* sp. n. da Região Amazônica. Descrição e Notas Biológicas (Collembola Symphypleona). *Atas Soc. Biol., Rio de Janeiro*, 18 : 11-16.

Arlé, R. et M. M. de Oliveira, 1977. — O gênero *Temeritas* Delamare et Massoud, 1963 na Amazônia (Collembola Symphypleona). *Bol. Mus. Paraense E. Goeldi, n. s., Zool.*, 87 : 1-23.

Banks, N., 1897. — Description of two new Smynthurids. *J. N. York entomol. Soc.*, 5 : 33-34.

Banks, N., 1899. — The Sminthuridae of Long Island, New-York. *J. N. York entomol. Soc.*, 7 : 193-197.

Barrth, C., 1963. — A propos des pontes et des éclosions chez *Campodea (C.) remyi* Denis. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 88 : 663-671.

Barra, J. A., 1975. — Le développement postembryonnaire de *Pseudosinella decipiens* et *P. impediens*. 1. Études morphologique et chétotaxique (Collemboles). *Ann. Spéléol.* 30 : 173-186.

Betsch, J. M., 1965. — Remarque sur le développement de l'orifice génital et de l'appendice anal de *Sphyrotheca bellingeri* n. sp. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 2 : 525-533.

Betsch, J. M., 1967. — Développement des caractères sexuels secondaires chez *Bovicornia greensladei* Massoud et Delamare Deboutteville. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 4 : 299-311.

Betsch, J. M., 1969. — Contribution à l'étude des Sminthuridinae (Collemboles Symphypléones) ; un genre nouveau d'Australie : *Pygicornides*. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 6 : 349-355.

Betsch, J. M., 1970. — Étude des Collemboles de Madagascar. I. — Description d'un nouveau genre de Symphypléones : *Zebulonia*. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 7 : 51-70.

Betsch, J. M., 1971. — Étude préliminaire sur la répartition des *Temeritas* Delamare et Massoud (Collemboles Symphypléones) à Madagascar. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8 : 167-172.

Betsch, J. M., 1974. — Étude des Collemboles de Madagascar. II. — Principaux cadres génériques des Symphypléones de l'étage montagnard. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e série, 219, Zool. 147 : 529-569.

Source : MNHN, Paris

Betsch, J. M., 1974. — Étude des Collemboles de Madagascar. III. — Un nouveau genre de Bourletiellidae (Symphypleona) : *Massoudia griveaudi* n. g., n. sp. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11 : 561-567.

Betsch, J. M., 1974. — Contribution à l'étude de la reproduction chez les Bourletiellinae (Collemboles Symphypléones). *Pedobiologia*, 14 : 179-181.

Betsch, J. M., 1975. — Étude des Collemboles de Madagascar. IV. — Deux nouveaux genres de Symphypléones à dimorphisme sexuel important : *Parabourletiella* et *Richardsitas*. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12 : 477-485.

Betsch, J. M., 1975. — Existence de deux phases juvéniles chez les Collemboles Symphypléones. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 281, sér. D : 1601-1603.

Betsch, J. M., 1977. — Évolution des caractères génériques au cours de la période immature des Collemboles Symphypléones. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14 : 181-188.

Betsch, J. M., 1977. — Mise au point sur la systématique des Collemboles Symphypléones. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14 : 211-215.

Betsch, J. M., 1977. — Collemboles Symphypléones de la Mongolie. *Ann. Hist. nat. Mus. Nat. Hung.*, 69 : 59-88.

Betsch, J. M., 1977. — Étude des Collemboles de Madagascar. V. — Sur deux Symphypléones de la forêt dense sèche en secteur bioclimatique subaride. *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 82 : 119-125.

Betsch, J. M. et P. Cassagnau, 1966. — Présence de caractères sexuels secondaires chez les mâles d'*Arrhopalites* (Collemboles). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3 : 123-128.

Betsch, J. M. et Z. Massoud, 1970. — Étude sur les Insectes Collemboles. I. — Systématique, ultrastructure externe et écologie du genre *Jeannenotia* Stach, 1956 (Symphypléones, Smintburididae n. comb.). Description de deux Collemboles nouveaux (*Proisotoma* et *Sminthurides*). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 7 : 153-225

Betsch, J. M. et Z. Massoun, 1972. — Collemboles Symphypléones d'Australie : *Bourletides*, n. g., et *Pygicornides*. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 8 : 225-237.

Betsch, J. M. et B. Lasehikan, 1979. — Collemboles du Nigeria. I. *Stenognathriopes*, un nouveau genre de Symphypléones *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 84 : 163-170.

Betsch, J. M. et G. Vannier, 1977. — Caractérisation des deux phases juvéniles d'*Allacma fusca* (Collembola, Symphypleona) par leur morphologie et leur écophysiologie. *Z. zool. Syst. Evolut. forsch.*, 15 : 124-141.

Betsch-Pinot, M. C., 1974. — Développement postembryonnaire de la plaque génitale de la femelle de *Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871) (Collembola, Isotomidae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11 : 213-218.

Betsch-Pinot, M. C., 1974. — Développement postembryonnaire de la plaque génitale du mâle de *Proisotoma minuta* (Collembola, Isotomidae). *Pedobiologia*, 14 : 269-272.

Betsch-Pinot, M. C., 1974. — Description du spermatophore d'*Isotoma viridis* Bourlet, 1839 (Isotomidae) et comparaison des spermatophores connus dans chaque groupe de Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11 : 541-552.

Betsch-Pinot, M. C., 1976. — Le comportement reproducteur de *Sminthurus viridis* (L.) (Collembola, Symphypleona). *Z. Tierpsychol.*, 40 : 427-439.

Betsch-Pinot, M. C., 1977. — Les parades sexuelles primitives chez les Collemboles Symphypléones. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14 : 15-19.

Bonet, F et C. Tellez, 1947. — Un nuevo género de Esminturidos (Collembola). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 8 : 193-203.

Börner, C., 1900. — Vorläufige Mitteilung zur Systematik der Sminthuridae Tullb., insbesondere des Genus *Sminthurus* Latr. *Zool. Anz.*, 23 : 609-618.

Börner, C., 1901. — Zur Kenntnis der Apterygoten-Fauna von Bremen und der Nachbardistrikte. Beitrag zu einer Apterygoten-Fauna Mitteleuropas. *Abh. naturw. Ver. Bremen*, 17 : 1-141.

Börner, C., 1903. — Neue altweltliche Collembolen, nebst Bemerkungen zur Systematik der Isotominen und Entomobryinen. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin* : 129-182.

Börner, C., 1906. — Das System der Collembolen, nebst Beschreibung neuer Collembolen des Hamburger Naturhistorischen Museums. *Mitt. naturh. Mus. Hamburg*, 23 : 147-188.

Source : MNHN, Paris

Börner, C., 1907. — Collembolen aus Ostafrika, Madagascar und Süd-amerika. *In* : Voeltzkow Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905, Stuttgart, 2 : 147-178.

Börner, C., 1908. — Collembolen aus Südafrika nebst einer Studie über die I. Maxille der Collembolen. *In* : L. Schultze, Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika, 1903-1905. *Denkschr. med. naturw. Ges., Jena*, 13 : 53-68.

Börner, C., 1909. — Japans Collembolenfauna (Vorläufige Mitteilung). *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin* : 99-135.

Börner, C., 1913. — Die Familien der Collembolen. *Zool. Anz.*, 41 : 315-322.

Börner, C., 1913. — Zur Collembolenfauna Javas. Das Trochanteralorgan der Entomobryiden. *Tijdschr. Entomol.*, 56 : 44-61.

Bourgeat, F., 1972. — Contribution à l'étude des sols sur socle ancien à Madagascar. Types de différenciation et interprétation chronologique au cours du Quaternaire. *Mém. ORSTOM*, n° 57, 338 p.

Bourlet, C., 1843. — Mémoire sur les Podurelles. *Mém. Soc. R. Agr. Dép. Nord*, 9 : 1-78.

Bretfeld, G., 1963. — Zur Anatomie und Embryologie der Rumpfmuskulatur und der abdominalen Anhänge der Collembolen. *Zool. Jb., Anat., Jena*, 80 : 309-384.

Bretfeld, G., 1969. — Neuer Paarbildungstyp bei der indirekten Spermatophoren-Übertragung der Collembolen. *Naturwiss.*, 56 : 425-426.

Bretfeld, G., 1970. — Grundzüge des Paarungsverhaltens europäischer Bourletiellini (Collembola, Sminthuridae) und daraus abgeleitete taxonomisch-nomenklatorische Folgerungen. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 8 : 259-273.

Bretfeld, G., 1973. — *Heterosminthurus bilineatus* (Collembola). Balz und Spermaübertragung. *Encyclopaedia cinematographica, Göttingen*, E 2015 : 1-10 ; 1 film.

Bretfeld, G., 1976. — *Heterosminthurus insignis* (Collembola). Balz und Spermaübertragung. *Encyclopaedia cinematographica, Göttingen*, E 2248 : 1-8 ; 1 film.

Bretfeld, G., 1977. — Der Zyklus von Häutung, Paarung und Eiablage bei den Weibchen von *Heterosminthurus insignis* (Reuter, 1876) (Collembola, Symphypleona). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14 : 1-13.

*Bursell, E., 1955. — The transpiration of terrestrial Isopods. *J. Exp. Biol.*, 32 : 238-255.

Cassagnau, P., 1953. — Faune française des Collemboles. IV. Un nouveau genre de Sminthuridinae : *Stenognathellus* n. g. *Bull. Soc. Zool. France*, 78 : 226-228.

Cassagnau, P., 1955. — L'influence de la température sur la morphologie d'*Hypogastrura purpurescens* (Lubbock), Collembole Poduromorphe. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 240 : 1483-1485.

Cassagnau, P., 1961. — Écologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses de Collemboles. Paris, Hermann édit. : 235 pp.

Cassagnau, P., 1963. — Neutralisation phénotypique des sexués chez *Bourletiella radula* Gisin (Collembole) en haute montagne. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 257 : 270-272.

Cassagnau, P., 1964. — Écologie et biologie des Symphypléones épigés de la haute vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1 : 451-500.

Cassagnau, P., 1965. — Sur la signification des écomorphoses et sur l'origine possible de l'holométabolie. *Ann. Biol.*, 4 : 403-418.

Cassagnau, P., 1968. — Sur quelques Collemboles nouveaux des Alpes italiennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 104 : 243-251.

Cassagnau, P., 1969. — Sur un nouveau genre de Katiannini (Collemboles Symphypléones) récolté en Grèce continentale. *Biologia Gallo-Hellenica*, 2 : 123-132.

Cassagnau, P., 1971. — La phylogénie des Collemboles à la lumière des structures endocrines rétrocérébrales. *I. Sym. Intern. Zoofilog.*, 14-17 octobre 1969, Univ. Salamanca : 333-349.

Cassagnau, P., 1971. — Le spermatophore des Collemboles Neanuridae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8 : 609-616.

Cassagnau, P., 1972. — Parthénogenèse géographique et polyploïdie chez *Neanura muscorum* (Templeton), Collembole Neanuridae. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274, D : 1846-1848.

Cassagnau, P., 1973. — La notion de niche écologique et de niveaux écologiques hiérarchisés chez les Arthropodes édaphiques. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 103 : 119-133.

Source : MNHN, Paris

Cassagnau, P., 1977. — Données préliminaires sur les Collemboles édaphiques de l'Himalaya népalais. *In* : Coll. Internat. CNRS, 268, Écologie et géologie de l'Himalaya : 129-134.

Cassagnau, P. et C. Delamare Deroutteville, 1953. — Les *Arrhopalites* et *Pararrhopalites* d'Europe (Collemboles Symphypléones cavernicoles). *Not. Biospéol.*, 8 : 133-147.

Cassagnau, P. et C. Juberthie, 1967. — Le système neuroendocrine des Collemboles et ses aspects phylogénétiques. *Gen. Comp. Endoc.*, 9 : 437-438.

Cassagnau, P., C. Juberthie et G. Raynal, 1968. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. III. Le complexe cérébral des Symphypléones. *Gen. Comp. Endoc.*, 10 : 61-69.

Choudhouri, D. K., 1958. — On two new species of *Onychiurus* Gervais (Collembola : Onychiuridae) from the British Isles. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (B), 27 : 155-159.

Geristiansen, K., 1964. — Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Entom.*, 9 : 147-178.

Christiansen, K., 1966. — The genus *Arrhopalites* (Collembola : Smintburidae) in the United States and Canada. *Int. J. Spel.*, 2 : 43-73.

Claypole, A. M., 1898. — The embryology and oögenesis of *Anurida maritima* (Guér.). *J. Morphol. Boston*, 14 : 219-300.

Cornet, A., 1974. — Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. *Publ. ORSTOM*, Notice explicative nº 55 : 1-28, 1 carte.

Dallai, R., 1970. — Ricerche sui Collemboli. XIV. Le Alpi Apuane. *Lavori Soc. Ital. Biog.*, N. S., 1 : 433-482.

Dallai, R., 1970. — Investigations on Collembola. 10. Examination of the cuticule in some species of the tribe Sminthurini Börner, 1913, by means of the scanning electron microscope. *Monitore Zool. Ital.*, N. S., 4 : 41-53.

Dallai, R., 1971. — First data on the ultrastructure of the postantennal organ of Collembola. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8 : 11-29.

Dallai, R., 1972. — La cuticola degli Sminthurini al microscopio elettronico a scansione. *Atti IX Congr. Naz. Ital. Ent., Siena*, 21-25 Giugno 1972 : 217-226, 10 pl.

Dallai, R., 1973. — Ricerche sui Collemboli. XVII. Le Isole Eolie. *Lavori Soc. Ital. Biog.*, N. S., 3 : 481-590, 12 pl.

Dallai, R., 1973. — Ricerche sui Collemboli. XVIII. La cuticola e gli gnatiti di *Tetrodontophora bielanensis* (Waga) al microscopio elettronico a scansione. *Redia*, 54 : 105-116, 13 pl.

Davies, W. M., 1927. — On the tracheal system of Collembola, with special reference to that of *Sminthurus viridis* Lubb. *Quart. J. micr. Sci.*, 71 : 15-30.

Davies, W. M., 1928. — The effect of variation in relative humidity on certain species of Collembola. *J. Exp. Biol.*, 6 : 79-86.

Delamare Deroutteville, C., 1945. — Existence de l'ovoviviparité chez les Collemboles (Ins. Aptérygotes). *Bull. Soc. Zool. France*, 70 : 80.

Delamare Deroutteville, C., 1947. — Collemboles nouveaux du Sénégal. Contribution à la connaissance des Bourletiellini C. B. *Bull. Soc. entomol. France*, 52 : 103-107.

Delamare Deroutteville, C., 1948. — Recherche sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles (Écologie, éthologie, systématique). *Arch. Zool. exp. gén., Paris* (Notes et revue), 85 : 261-425.

Delamare Deroutteville, C., 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Paris, Éd. Hermann : 360 pp.

Delamare Deroutteville, C., 1951. — Caractères sexuels secondaires curieux chez un Collembole Symphypléone du Sénégal (*Bovicornia coronata* Delamare). *Cont. Int. Afr. Dec. Bissau*, Lisbonne, 3 : 239-244.

Delamare Deroutteville, C., 1953. — Collemboles marins de la zone souterraine humide des sables littoraux. *Vie et Milieu*, 4 : 290-319.

Delamare Deroutteville, C., 1961. — Matériaux pour une révision des Collemboles Symphypléones. II. Le genre *Spinotheca* Stach, 1956 et la sous-famille des Spinothecinae, subfam. nov. *Rev. Franç. Entom.*, 28 : 101-111.

Source : MNHN, Paris

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et Z. MASSOUD, 1963. — Collemboles Symphypléones. *In* : Biol. Amér. Austr., Éd. CNRS, 2 : 169-289.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et Z. MASSOUD, 1963. — Matériaux pour une révision des Collemboles Symphypléones. III. Le genre *Papirinus* Yosii. Remarques à propos de *Papirinus leleupi* n. sp. du Congo. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 67 : 227-232.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et Z. MASSOUD, 1964. — Collemboles Symphypléones de l'Angola (Première note). *Publ. cul. Co. Diam. Ang., Lisboa*, 69 : 65-104.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et Z. MASSOUD, 1964. — Le genre *Vesicephalus* Richards, de la sous-famille des Vesicephalinae Richards, nov. comb., avec une discussion de la position du genre *Papirinus* Yosii (Ins. Collembola Symphypleona). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1 : 73-83.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et Z. MASSOUD, 1964. — *Collophora remanei* n. sp., Collembole Symphypléone du Pérou et remarques sur le genre *Collophora* Richards et sa position systématique. *Zool. Anz.*, 172 : 31-36.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et Z. MASSOUD, 1964. — Collemboles Symphypléones du Surinam. *Stud. Fauna Suriname and other Guyanas*, 7 : 56-81.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et E. RAPOPORT, 1962. — Description sommaire des stations étudiées. *In* : Biol. Amér. Austr., Éd. CNRS, 1 : 11-42.

DENIS, J. R., 1924. — Sur la faune française des Aptérygotes. *Bull. Soc. zool. France*, 49 : 554-586.

DENIS, J. R., 1925. — Sur les Collemboles du Muséum de Paris. *Ann. Soc. entomol. France*, 94 : 261-290.

DENIS, J. R., 1931. — Collemboles de Costa Rica avec une contribution au species de l'ordre. *Boll. Lab. Zool. gen. agr., Portici*, 25 : 69-170.

DENIS, J. R., 1933. — Collemboles de Costa Rica avec une contribution au species de l'ordre (2e note). *Boll. Lab. Zool. gen. agr., Portici*, 27 : 222-322.

DENIS, J. R., 1936. — Yale North India Expedition. Art. XV. Report on Collembola. *Mem. Conn. Acad. Sci.*, 10 : 261-282.

DENIS, J. R., 1948. — Collemboles d'Indochine. *Not. Entom. Chin.*, 12 : 183-311.

DENIS, J. R., 1948. — Contribution à l'étude de trois Collemboles : *Sminthurides pumilis* (Krsb.), *Sminthurinus krausbaueri* C. B. et *Tullbergia bipartita* E. H. *Bull. sci. Bourgogne*, suppl. 4 : 1-23.

DENIS, J. R., 1949. — Sous-classe des Aptérygotes. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, Paris, 9 : 111-275.

*ENNEY, E. B., 1957. — The water relations of terrestrial Arthropods. Cambridge University Press.

EISENBEIS, G. et W. WICHARD, 1975. — Histochemischer Chloridnachweis in Transportepithel am Ventraltubus Arthropleoner Collembolen. *J. Insect. Physiol.*, 21 : 231-236.

EISENBEIS, G. et W. WICHARD, 1975. — Feinstruktureller und histochemischer Nachweis des Transportepithels am Ventraltubus symphypleoner Collembolen (Insecta, Collembola). *Z. Morph. Tiere*, 81 : 103-110.

ELLIS, W. N., 1973. — *Allacma fusca* (L.) and *Allacma gallica* (Carl) in Holland (Collembola : Sminthuridae). *Entomol. Berichten*, D. 33 : 170-179.

ELLIS, W. N., 1974. — Some Collembola from Ibiza with descriptions of three new species, and a note on *Hypogastrura serrata* (Agreen, 1904). *Bull. Zool. Mus. Amsterdam*, 3 : 125-133, 8 fig.

ELLIS, W. N., 1975. — On *Bourletiella* (*Cassagnaudiella*) *pruinosa* (Tullberg, 1871) and its allies (Collembola : Sminthuridae). *Bull. Zool. Mus. Amsterdam*, 4 : 71-79, 2 pl.

ELLIS, W. N. et P. F. BELLINGER, 1973. — An annoted list of the generic names of Collembola (Insecta) and their type species. *Mon. Ned. Ent. Ver.*, 7 : 74 pp.

EMBERGER, L., 1930. — Sur une formule applicable en géographie botanique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 191 : 389.

*FABRICIUS, O., 1783. — Beskrivelse over nogle lidet bekiendte Podurer, ... *Danske Vid. Selsk. Skr.*, 2 : 296-309.

FALKENHABN, H. H., 1932. — Biologische Beobachtungen an *Sminthurides aquaticus* (Collembola). *Z. wiss. Zool.*, 141 : 525-580.

FITCH, A., 1863. — Garden flea. *Rep. Insects N. York*, 8 : 668-675.

Source : MNHN, Paris

Fjellberg, A., 1973. — Some morphological differences between *Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871) and *P. clavipila* (Axelson, 1903) (Collembola, Isotomidae). *Norsk. ent. Tidsskr.*, 20 : 273-274.

Folsom, J. W., 1924. — East Indian Collembola. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, 65 : 505-517.

Folsom, J. W., 1934. — Redescriptions of North American Sminthuridae. *Iowa St. Coll. J. Sci.*, 8 : 461-511.

Folsom, J. W. et H. B. Mills, 1938. — Contribution to the knowledge of the genus *Sminthurides* Börner. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, 82 : 231-274.

Ghilarov, M. S., 1958. — Adaptations of insects to soil dwelling. *Proc. XV. Intern. Cong. Zool. London* : 354-357.

Gisin, H., 1943. — Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Rev. suisse Zool.*, 50 : 131-224.

Gisin, H., 1944. — Hilfstabellen zum Bestimmen der holarktischen Collembolen. *Verh. naturf. Ges. Basel*. 55 : 1-130.

Gisin, H., 1946. — Révision des espèces suisses du genre *Bourletiella* s. lat. (Collembola). *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, 20 : 249-261.

Gisin, H., 1957. — Sur la faune européenne des Collemboles. I. *Rev. suisse Zool.*, 64 : 475-496.

Gisin, H., 1960. — Collembolenfauna Europas. *Mus. Hist. nat., Genève* : 312 pp.

Gomez Cova, C. et E. H. Rapoport, 1972. — *Temeritas venezuelensis*, nuevo Symphypleona (Collembola) de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 8 : 19-23.

Goto, H. E., 1960. — Facultative Parthenogenesis in Collembola (Insecta). *Nature, London*, 188 : 958-959.

Gough, H. J., 1973. — The sensillae of the third antennal segment of the Symphypleona (Collembola). *Entomol. Month. Mag.*, 109 : 159-161.

Grandjean, F., 1938. — Sur l'ontogénie des Acariens. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 206 : 146-150.

Grassé, P. P., 1922. — Note sur la biologie d'un Collembole : *Hypogastrura armata* (Nicolet). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 91 : 190-192.

Greenslade, P., 1977. — A re-examination of the genus *Corynephoria* Absolon (Collembola, Sminthuridae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14 : 241-256.

Greenslade, P. et M. M. H. Wallace, 1978. — Synopsis of Australian Symphypleona genera (sous presse).

Guillaumet, J. L., J. M. Betsch, C. Blanc, P. Morat, A. Peyrieras et R. Paulian, 1975. — Études des écosystèmes montagnards dans la région malgache. III. Le Marojezy. IV. L'itremo et l'Ibity. Géomorphologie, climatologie, faune et flore (Campagne RCP 225, 1972-1973). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3e sér., 309 : 29-67.

Guillaumet, J. L. et J. Koechlin, 1971. — Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea*, 26 : 263-277.

Guthrie, J. E., 1903. — The Collembola of Minnesota. *Rep. Geol. natur. Hist. Surv. Minnesota* (Zool. 4) : 1-110.

Guthrie, J. E., 1906. — Studies of the Collembola eye. *Proc. Iowa Acad. Sc., Des Moines*, 13 : 239-243.

Haacker, U., 1968. — Sperma-Transport beim Kugeltausendfüssler (*Sphaerotherium*). *Naturwiss.*, 55 : 89.

Haacker, U., 1969. — Spermaübertragung von *Glomeris*. *Naturwiss.*, 56 : 467.

Hale, W. G., 1965. — Observations on the breeding biology of Collembola. *Pedobiologia*, 5 : 146-152 ; 161-177.

Hale, W. G. et A. L. Smith, 1966. — Scanning Electron Microscope studies of cuticular structures in the genus *Onychiurus* (Collembola). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3 : 343-354.

Healey, I. N., 1967. — The energy flow through a population of soil Collembola *In* : Secundary productivity of terrestrial ecosystems, Ed. Petrusewicz, Warsaw : 695-708.

Healey, I. N., 1970. — The study of production and energy flow in populations of soft-bodied microarthropods. *Proc. IBP/UNESCO Symp., Paris, 1967*, Ed. Phillipson, UNESCO : 175-182.

*Hennig, H., 1969. — Die Stammesgeschichte der Insekten. *Frankfurt am Main*.

Hinton, H. E., 1973. — Neglected phases in metamorpbosis : a reply to V. B. Wigglesworth. *J. Ent.* (*A*), 48 : 57-68.

Source : MNHN, Paris

HUMBERT, H., 1928. — Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr.*, 2 : 195-220.

HUMBERT, H., 1935. — L'extinction des derniers vestiges de certains types de végétation autochtone à Madagascar. *Archs. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 6, 12 : 569-587.

HUMBERT, H., 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *In* : Colloques Intern. CNRS, Paris, 1954. *An. Biol.*, 3e ser., 31 : 439-448.

HUMBERT, H. et G. COURS DARNE, 1965. — Notice de la carte Madagascar. Carte internationale du tapis végétal. *Trav. sect. sci. techn. Inst. Français Pondichéry*, H.S. 6 : 1-164 ; 3 cartes.

HUMBERT, W., 1977. — The mineral concretions in the midgut of *Tomocerus minor* (Collembola) : Microprobe analysis and physioecological significance. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14 : 71-80.

HUSSON, R. et C. PALEVODY, 1967. — La parthénogenèse chez les Collemboles. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, n. s., 3 : 631-633.

HUTASSE-JEANNENOT, F., 1974. — A film on biology of *Sphaeridia pumilis* (Symphypleona, Collembola, Insecta). *Pedobiologia*, 14 : 177.

HÜTHER, W., 1965. — Wiederbeschreibung von *Dicyrtoma rufescens* (Reuter, 1890) ; nebst einigen allgemeinen taxonomischen Bemerkungen (Collembola). *Not. Entomol., Helsinki*, 45 : 47-52.

HÜTHER, W., 1967. — Beitrage zur Kenntnis der Collembolen-fauna des Sudans. II. Allgemeiner Teil und Symphypleona. *Senk. biol.*, 48 : 221-267.

HÜTHER, W., 1969. — Wiederbeschreibung einiger Collembolen-Arten Börners nach den Typen. *Beitr. Ent.*, 19 : 49-62.

JEANNENOT, F., 1955. — Contribution à l'étude des Collemboles. *Sminthurides* (*Stenacidia*) *stachi* sp. nov. *Trav. Lab. Zool. Dijon*, 8 : 1-25.

JEANNENOT, F., 1956. — Contribution à l'étude des Collemboles. *Deuterosminthurus quinquefasciatus* (Krausbauer). *Trav. Lab. Zool. Dijon*, 19 : 1-25 ; 23 fig.

JENKIN, P. M. et H. E. HINTON, 1966. — Apolysis in arthropod moulting cycles. *Nature, Lond.*, 211 : 871.

JUBERTHIE, C., 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. *Ann. Spéléol.*, 19 : 1-238.

JUBERTHIE, C. et P. CASSAGNAU, 1971. — L'évolution du système neurosécréteur chez les Insectes ; l'importance des Collemboles et des autres Aptérygotes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8 : 59-80.

JUBERTHIE, C. et Z. MASSOUD, 1977. — Étude ultrastructurale des poils sécréteurs de cire chez *Dicyrtoma atra* L. (Collembole, Dicyrtomidae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 14 : 125-137.

JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1959. — Étude de la ponte chez les Sympbyles avec mise en évidence d'une fécondation externe des œufs par les femelles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 249 : 1821-1823.

*KEW, H. W., 1912. — On the pairing of pseudoscorpions. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 25 : 376-390.

*KEW, H. W., 1930. — On the spermatophores of the pseudoscorpions *Chthonius* and *Neobisium*. *Proc. Zool. Soc.* : 253-256.

KLAVER, E., 1975. — Some aspects of the reproductive biology of *Bourletiella* (*Cassagnaudiella*) *pruinosa* (Tullberg, 1871) (Collembola : Sminthuridae). *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*, 4 : 179-186.

KLINGEL, H., 1957. — Indirekte Spermatophorenübertragung beim Scolopender (*Scolopendra cingulata* Latreille ; Chilopoda, Hundertfüsser). *Naturwiss.*, 44 : 338.

KLINGEL, H., 1959. — Indirekte Spermatophorenübertragung bei Geophiliden. *Naturwiss.*, 46 : 632-633.

KLINGEL, H., 1959. — Die Paarung des *Lithobius forficatus* L. *Zool. Anz., suppl. 23* : 326-332.

KLINGEL, H., 1963. — Paarungsverbalten bei Pedipalpen (*Thelyphonus caudatus* L., Holopeltidia, Uropygi, und *Sarax sarawakensis* Simon, Charontinae, Amblypygi). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* : 452-459.

*KOCH, C. L., 1840. — Thysanura. *In* : Herrich-Schäffer's Fauna Ratisbonensis, 3 : 354-359.

KOECHLIN, J., 1972. — Flora and vegetation of Madagascar. *In* : Biogeography and ecology of Madagascar. Ed. Richard-Vindard et Battistini, The Hague, 1972 : 145-190.

KOECHLIN, J., J. L. GUILLAUMET et P. MORAT, 1974. — Flore et végétation de Madagascar. *Flora et Vegetatio Mundi*, Ed. Cramer, Vaduz, Band 5 : 687 pp.

KRAUSBAUER, T., 1902. — Die Collembola der Lahngegend. *Diss. Marburg* : 76 pp.

Source : MNHN, Paris

KRISTENSEN, N. P., 1975. — The phylogeny of hexapod « orders ». A critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Ecolut.-forsch.*, 13 : 1-44.

*KROGH, A., 1941. — The comparative physiology of respiratory mechanism. *Philadelphia, Univ. Pennsylvania Press.*

LATREILLE, P. A., 1804. — Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes. III. *Paris* : 69-83.

*LAUTERBACH, K. E., 1972. — Die morphologischen Grundlagen für die Entstehung der Entognathie bei den apterygoten Insekten in phylogenetischen Sicht. *Zool. Beitr.*, 18 : 25-69.

LAVIALE, M. L., 1964. — Présence de spermatophores chez *Stylopauropus pedunculatus* (Lubb.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 259 : 652-654.

LAWRENCE, R. F., 1953. — The biology of the cryptic fauna of forest. *Bakema* : 1-408.

LAWRENCE, P. N., 1963. — New records of Irish Collembola. *Irish Nat. J.*, 14 : 131-136.

LAWRENCE, P. N., 1968. — South Pacific Symphypleona (Collembola). *Pacific Ins.*, 10 : 325-340.

LAWRENCE, P. N., 1968. — A new species and synonym of *Neosphyrotheca* (Collembola). *Entomol. Meddel.*, 36 : 373-383.

LAWRENCE, P. N. et Z. MASSOUD, 1973. — Cuticule structures in the Collembola (Insecta). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10 : 77-101.

LEMOINE, V., 1883. — De l'acte génital probable observé chez le *Sminthurus fuscus*. *Congr. Assoc. franç. Avanc. Sci.* (Congrès de La Rochelle), 9 : 481-482.

LIE-PETTERSEN, O. J., 1900. — Biologisches über norwegische Collembola. *Bergens. Mus. Aarb. Bergen*, 7 : 1-12.

LINDENMANN, W., 1950. — Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischer Orchesellen. *Rev. Suisse Zool., Genève.*

LINNANIEMI, W. M., 1912. — Die Apterygotenfauna Finlands. II. Spezieller Teil. *Acta Soc. Sci. Fennicae*, 40 : 1-359.

*LINNÉ, C., 1758. — Systema Naturae (Aptera). Éd. X.

LUBBOCK, J., 1868. — Notes on the Thysanura, Part. III. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, 26 : 295-304.

LUBBOCK, J., 1873. — Monograph of the Collembola and Thysanura. *Ray. Soc.* : 276 pp. ; 78 pl.

MAC GILLIVRAY, A. D., 1893. — North American Thysanura, I. IV. *Canad. Ent.*, 25 : 127-128 ; 313-318.

MARSHALL, V. G. et D. K. MCKEVAN, 1962. — Preliminary observations on the biology of *Folsomia candida* Willem, 1902 (Collembola, Isotomidae). *Canada. Ent.*, 94 : 575-586.

MASSOUD, Z., 1967. — Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. *In* : Biol. Amér. Austr. III, Éd. CNRS, Paris : 399 pp.

MASSOUD, Z., 1967. — Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik 1926, Collembole fossile du Dévonien. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 4 : 497-505.

MASSOUD, Z., 1969. — Étude de l'ornementation épicuticulaire du tégument des Collemboles au microscope électronique à balayage. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 268 : 1407-1409.

MASSOUD, Z., 1971. — Contribution à la connaissance morphologique et systématique des Collemboles Neelidae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8 : 195-198.

MASSOUD, Z. et J. M. BETSCH, 1972. — Étude sur les Insectes Collemboles. II. Les caractères sexuels secondaires des antennes des Symphypléones. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 9 : 55-97.

MASSOUD, Z. et J. M. BETSCH, 1973. — Existence d'un troisième niveau d'organisation de l'ornementation épicuticulaire chez le Collembole *Tetrodontophora* Reuter, 1882. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276, sér. D : 989-990 ; 1 pl.

MASSOUD, Z. et C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1964. — Contribution à l'étude du genre *Sphaeridia* (Linnaniemi, 1912). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1 : 85-116.

MASSOUD, Z. et C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1964. — Révision du genre *Bovicornia* Delamare Deboutteville (Collembole Symphypléone). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 1 : 519-532.

MASSOUD, Z. et C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1967. — Description d'une nouvelle espèce du genre *Bovi-*

Source : MNHN, Paris

cornia Delamare Deboutteville 1947 (Collemboles, Symphypléones) et clé de détermination des espèces du genre. *J. nat. Hist.*, 1 : 69-74.

Massoud, Z. et J. Najt, 1974. — Existence de caractères sexuels secondaires chez certains Brachystomellinae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11 : 553-560.

Massoud, Z. et J. Najt, 1975. — Essais d'interprétation du dimorphisme sexuel chez les Collemboles Brachystomellinae. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 12 : 459-472.

Massoud, Z. et M. C. Pinot, 1973. — Comportement de ponte chez *Arrhopalites* Börner. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10 : 197-210.

Massoud, Z. et E. H. Rapoport, 1968. — Collemboles Isotomides d'Amérique du Sud et de l'Antarctique. *In* : Biol. Amér. Austr., IV, Éd. CNRS, Paris : 307-337.

Massoud, Z. et G. Vannier, 1965. — Présence de sécrétions circuses chez les Collemboles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 260 : 4819-4820.

Mayer, H., 1956. — Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie symphypleoner Collembolen (Springschwänze, Kugelspringer). *Naturwiss.*, 6 : 137-138.

Mayer, H., 1957. — Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. *Zool. Jahrb. Syst. Jena*, 85 : 501-570.

Maynard, E. A., 1951. — The Collembola of New York State. *Comstock, New York* : 339 pp.

Mills, H. B., 1934. — A monograph of the Collembola of Iowa. *Monogr. n° 3, Dir. Ind. Sci., Iowa State Coll.* : 143 pp.

Morat, P., 1969. — Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 10 : 117-132.

Morat, P., 1972. — Les savanes de l'Ouest de Madagascar. *Mém. ORSTOM*, 68 : 235 pp.

Murphy, D. H., 1960. — Collembola Symphypleona from the Gambia, with a note on the biogeography of some characteristic Savanna forms. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 134 : 557-594.

Murphy, D. H., 1965. — *Debouttevillea marina* n. g., n. sp. (Collembola, Sminthuridae) from the inter-tidal zone of Singapore. *Bull. Nat. Mus. Singapore*, 33 : 31-34.

Murphy, D. H., 1966. — Taxonomy and bionomics of eight species of *Sphaeridia* (Collembola, Sminthuridae) in a Singapore flood-plain. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3 : 65-95.

Najt, J., 1967. — Colémbolos Symphypleona Neotropicales. I. *Physis*, 27 : 71-86.

Najt, J., 1968. — Nouveaux documents sur le genre *Temeritas* et sa distribution géographique (Collembole Symphypléone). *Rev. Écol. Biol., Sol*, 4 : 631-636.

Najt, J., 1971. — Colémbolos Symphypleona Neotropicales. III. *Rev. Soc. Ent. Arg.*, 33 : 43-47.

Najt, J., 1972. — Sobre tres Colémbolos Symphypleona de la Isla de los Estados (Insecta). *Rev. Soc. Ent. Arg.*, 34 : 47-50.

Najt, J. et E. H. Rapoport, 1965. — Sobre algunos Colémbolos (Symphypleona) de Argentina. *Rev. Soc. Ent. Arg.*, 27 : 33-45.

*Nielsen, C. O., 1949. — Studies on the soil microfauna II : The soil inhabiting Nematodes. *Natura jutl.*, 2 : 1-131.

Noble-Nesbitt, J., 1963. — The fully formed intermoult cuticule and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola). *Quart. J. micr. Sci.*, 104 : 253-270.

Noble-Nesbitt, J., 1963. — The cuticule and associated structures of *Podura aquatica* at the moult. *Quart. J. micr. Sci.*, 104 : 369-391.

Noble-Nesbitt, J., 1963. — Transpiration in *Podura aquatica* L. (Collembola, Isotomidae) and the wetting properties of its cuticule. *J. Exp. Biol.*, 40 : 681-700.

Noble-Nesbitt, J., 1963. — A site of water and ionic exchange with the medium in *Podura aquatica* L. (Collembola, Isotomidae). *J. Exp. Biol.*, 40 : 701-711.

*Olfers, E. W. M., 1862. — Annotationes ad anatomiam Podurarum. *Dissert. inaug. Berolini* : 36 pp.

Paclt, J., 1956. — Biologie der primär flügellosen Insekten. *Gustav Fischer Verlag, Jena* : 258 pp.

Paclt, J., 1959. — Collembola. *South Afric. Anim. life*, 6 : 24-78.

Source : MNHN, Paris

Paclt, J., 1964. — Einige Sminthuridae von den Kanarischen Inseln. *Senck. Biol.*, 45 : 51-55.

Palissa, A., 1964. — Apterygota. *In* : Die Tierwelt Mitteleuropas, 4 : Insekten, I Teil, Leipzig : 1-405.

Paulian, R., 1961. — La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *Faune de Madagascar*, 13, Tananarive : 481 pp.

Paulian, R., 1975. — La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, 88, sér. A, Zool. : 55-71.

Paulian, R., 1976. — Un nouveau genre de *Canthonina* d'Afrique tropicale (Coleoptera Scarabaeidae). *Rev. Zool. afr.*, 90 : 191-194.

Paulian, R., J. M. Betsch, J. L. Guillaumet, C. Blanc et P. Griveaud, 1971. — RCP 225. Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. I. Le massif de l'Andringitra. 1970-1971. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. *Bull. Soc. Écol.*, 2 : 189-266.

Paulian, R., C. Blanc, J. L. Guillaumet, J. M. Betsch, P. Griveaud et A. Peyrieras, 1973. — Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3e sér., 118 : 1-40.

*Pauly, F., 1952. — Die « Copula » der Orihatiden. *Naturwiss.*, 39 : 572-573.

Perrier de La Bathie, H., 1921. — La végétation malgache. *Ann. Mus. Col. Marseille*, 3e sér., 9 : 268 pp.

Petersen, H., 1971. — Parthenogenesis in two common species of Collembola : *Tullbergia krausbaueri* (Börner) and *Isotoma notabilis* Schäffer. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8 : 133-138.

Prabhoo, N. R., 1971. — Soil and litter Collembola of South India II. Symphypleona. *Orient. Insects*, 5 : 243 262.

Rapoport, E. H., 1962. — Colémbolos de Babia Blanca (Argentina) III. *Publ. Inst. Edafol. Hidrol.*, 2 : 1-24.

Rapoport, E. H., 1968. — Algunos problemas biogeograficos del nuevo mundo con especial referencia a la region neotropical. *In* : Biol. Amér. Austr., IV, Éd. CNRS, Paris : 55-110.

Rapoport, E. H., 1970. — Collembola of Tristan da Cunha, Nigbtingale and Inaccessible Islands. *Nytt. Mag. Zool.*, 18 : 23-32.

Rapoport, E. H., 1971. — The geographical distribution of neotropical and antarctic Collembola. *Pacific Insects Monogr.*, 25 : 99-118.

Rapoport, E. H. et E. Bianco, 1962. — Dos nuevos Colémbolos Symphypleona de la Argentina. *Physis*, 23 : 245-247.

Raynal, G., 1973. — Le comportement reproducteur dans le genre *Bourletiella* s. str. (Coll. Sminthuridae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10 : 317-325.

Raynal, G., 1974. — Influence de l'humidité du substrat sur l'apparition de la neutralisation phénotypique chez *Bourletiella radula* (Collembola, Sminthuridae). *Pedobiologia*, 14 : 182-190.

Razafindrazaka, G., L. Daly, J. P. Pozzi et R. Black, 1976. — Position de Madagascar dans le Gondwana à partir de l'étude magnétique des formations du Karroo. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 282 : 17-20.

Reuter, O. M., 1876. — Catalogus praecursorius Poduridarum Fenniae. *Med. Soc. Faun. et Fl. Fenn.*, 1 : 78-86.

Reuter, O. M., 1878. — Sammlung von *Sminthurus*. *Med. Soc. Faun. et Fl. Fenn.*, 4.

Richards, W. R., 1956. — Evolution and classification of the Sminthuridae (Collembola). *Doctoral Dissertation Series*, Publ. n° 18, 190, Urbana : 1-112.

Richards, W. R., 1968. — Generic classification, evolution and biogeography of the Sminthuridae of the world (Collembola). *Mem. Entomol. Soc. Canada*, 53 : 1-54.

Riquier, J., 1964. — Carte des Sols de Madagascar. Éch. 1/1.000.000e, *ORSTOM*.

*Ruppel, H., 1953. — Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und die Atmung der Collemholen. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol.*, 64 : 429-598.

Rusek, J., 1965. — Beitrag zur Collembolen-Fauna Bulgariens. *Acta Univ. Carolinae-Biologica*, 2 : 179-191.

Salmon, J. T., 1941. — The Collembolan Fauna of New Zealand, including a Discussion of its Distribution and Affinities. *Trans. Roy. Soc. N. Z.*, 70 : 282-431.

Source : MNHN, Paris

Salmon, J. T., 1944. — New Genera, Species and Records of New Zealand Collembola, and a Discussion of *Entomobrya atrocincta* Schött. *Rec. Dom. Mus.*, 1 : 123-182.

Salmon, J. T., 1946. — Collembola-Symphypleona from the Homer District, New Zealand. *Dom. Mus. Rec. Entom.*, 1 : 27-61.

Salmon, J. T., 1951. — Some Collembola of Malaya. *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond.*, 20 : 131-141.

Salmon, J. T., 1963. — New Collembola Symphypleona from India and Australia. *Trans. Roy. Soc. N. Z.* 8 : 81-84.

Salmon, J. T., 1964. — Three new species of Collembola Symphypleona from the subantarctic. *Pacific Insects*, 6 : 313-318.

Salmon, J. T., 1964. — An Index to the Collembola. *Roy. Soc. N. Z.*, 7 : 1-651.

Schaller, F., 1952. — Die « Copula » der Collembolen (Springschwänze). *Naturwiss.*, 39 : 48.

Schaller, F., 1953. — Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie arthropleoner Collembolen. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 41 : 265-277.

Schaller, F., 1954. — Die indirekte Spermatopboren-Übertragung und ihre Probleme. *Forsch. Fortsch. Berlin*, 28 : 321-326.

Schaller, F., 1970. — Collembola (Springschwänze). *In* : Handbuch der Zoologie, Berlin, 4 (2) 2/1 : 1-72.

Schaller, F., 1971. — Indirect sperm transfert by soil Arthropods. *Ann. Rev. Entomol. USA*, 16 : 407-446.

Schaller, F., 1974. — Indirekte Spermatophoren-Übertragung im Tierreich. *In* : Immelmann, K. (Ed). Grzimeks Tierleben Suppl. Verhaltensforsch. Kindler Verlag : 406-418.

Schliwa, W., 1965. — Vergleichend anatomisch-histologische Untersuchungen über die Spermatophorenbildung bei Collembolen. *Zool. Jb., Anat., Jena*, 82 : 445-520.

Schliwa, W. et F. Schaller, 1963. — Die Paarbildung des Springschwanzes *Podura aquatica*. *Naturwiss.*, 50 : 698.

Schömann, K. H., 1954. — Das « Paarungs »-Verhalten von *Polyzenus lagurus* L. (Diplopoda). *Naturwiss.*, 41 : 310.

Schött, H., 1901. — Apterygota von Neu Guinea und Sunda-Inseln. *Termes Fuzetek*, 24 : 317-331.

Scott, D. B. et R. Yosii, 1972. — Notes on some Collembola of the Pacific Coast of North America. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 23 : 101-114.

Stach, J., 1919. — Vorarbeiten zur Apterygotenfauna Polens. II. Apterygoten aus den Pienniny. *Bull. Acad. Pol. Sci. et Letr.* : 133-233.

Stach, J., 1930. — Apterygoten aus dem nördlichen und östlichen Spanien gesammelt von Dr. F. Haas in den Jahren 1914-1919. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges., Frankfurt a M.*, 42 : 1-83.

Stach, J., 1955 — A new genus *Andiella* n. g. from the Andes, and revision of the genera of the tribe Bourletiellini (Collembola). *Ann. Zool. Warszawa*, 16 : 51-59.

Stach, J., 1956. — The Apterygotan Fauna of Poland in relation to the World-Fauna of this Group of Insects. Family : Sminthuridae. *Polska Akad. Nauk. Inst. Zool., Krakowie* : 1-287.

Stach, J., 1957. — The Apterygotan Fauna of Poland in relation to the World-Fauna of this Group of Insects. Families : Neelidae and Dicyrtomidae. *Polska Akad. Nauk. Inst. Zool., Krakowie* : 1-113.

Stach, J., 1967. — Collembola Fauna of Malta. *Acta Zool. Cracov.*, 12 : 393-418 ; 10 pl.

Strehel, O., 1932. — Beitrage zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 25 : 31-153.

Sturm, H., 1952. — Die Paarung bei *Machilis* (Felsenspringer). *Naturwiss.*, 39 : 308.

*Sturm, H., 1955. — Die Paarung des Silberfischchens (*Lepisma sacchorina* L.). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* : 463-466.

Sturm, H., 1958. — Indirekte Spermatophorenübertragung bei dem Geisselskorpion *Trithyreus sturmi*. *Naturwiss.*, 45 : 142.

Tullberg, T., 1871. — Förtckning öfver Svenska Podurider. *Öfv. K. Vet. Akad. Förh.*, 28 : 143-155.

Tullberg, T., 1872. — Sveriger Podurider. *K. Svenska Vet. Akad. Handl.*, 10 : 1-70.

Source : MNHN, Paris

Tuxen, S. L., 1950. — Über ein neues, sehr abweichendes Stadium in der postembryonalen Entwicklung der Proturen. *VIII^e Intern. Cong. Entomol., Stockholm* : 1-7.

Tuxen, S. L., 1970. — The systematic position of entognathous apterygotes. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Mex.*, 17 : 65-79.

Tuxen, S. L., 1972. — Filogenesi degli Atterigoti. *IX Cong. Naz. Ital. Entomol., Siena*, 21-25 Giugno 1972, 193-205.

Uchida, H., 1944. — Collembola von Mikronesien. *Bull. Tokyo Sci. Mus.*, 71 : 1-23.

Uchida, H., 1952. — A new genus of Sminthuridae from Japan (Collembola). *Mushi*, 24 : 1-3.

Vachon, M., 1938. — Recherches anatomiques et biologiques sur la reproduction et le développement des Pseudoscorpions. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11 : 1-207.

Vannier, G., 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Éd. CNRS, Paris : 258 pp.

Vannier, G., 1972. — Estimation de la surface corporelle d'évaporation d'un Insecte aptérygote : *Allacma fusca* (L.), Collembole Symphypléone. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274 : 258-261.

Vannier, G., 1973. — Régulation du flux d'évaporation corporelle chez un Insecte Collembole vivant dans une atmosphère totalement desséchée. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277 : 85-88.

Vannier, G., 1973. — Étude de la transpiration chez un Insecte Collembole au cours de son exuviation. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277 : 2231-2234.

Vannier, G., 1973. — Relations dimensionnellement homogènes entre la taille, la surface et le poids des individus de l'espèce *Allacma fusca* (L.), Insecte Collembole. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 10 : 559-573.

Vannier, G., 1974. — Calcul de la résistance cuticulaire à la diffusion de vapeur d'eau chez un Insecte Collembole. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 278 : 625-628.

Vannier, G., 1975. — Les trois cas de figure de la relation teneur en eau corporelle — poids sec mis en évidence chez un Insecte Collembole au cours du cycle annuel. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 280 : 117-120.

Vannier, G., 1975. — Étude de la rétention hydrique chez l'insecte Collembole *Tetrodontophora bielanensis*. *Pedobiologie*, 15 : 68-80.

Vannier, G., 1978. — Étude expérimentale de l'effet immédiat du feu de litière sur les Microarthropodes d'un sol forestier. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., 519, Ecol. gén. 42 : 51-63.

Vannier, G. et H. Verhoeff. — Effect of starvation on the transpiration of two different Collembolan populations living in the same soil forest litter (sous presse).

Walhorf, E. S., 1971. — The reproductive biology of *Sinella curviseta* (Collembola : Entomobryidae) in laboratory culture. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 8 : 451-463.

Walgren, E., 1908. — Apterygogenea. I. Collembola. *Wiss. Erg. schwed. zool. Exp. Kilimandjaro-Meru 1906*, 18 : 1-10.

Weygoldt, P., 1966. — Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Pseudoskorpione. Beobachtungen über das Verhalten, die Samenübertragungsweisen und die Spermatophoren einiger einheimischer Arten. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 56 : 39-92.

Weygoldt, P., 1966. — Spermatophore web formation in a pseudoscorpion. *Science*, 153 : 1647-1649.

Weygoldt, P., 1969. — Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und zum Verhalten der Geisselspinne *Tarantula marginemaculata* C. L. Koch (Chelicerata, Amblypygi). *Z. Morph. Tiere*, 64 : 338-360.

Weygoldt, P., 1970. — Courtship behaviour and sperm transfert in the giant whip scorpion *Mastigoproctus giganteus* (Lucas) (Uropygi, Thelyphonidae). *Behaviour*, 36 : 1-8.

*Wieser, W., 1962. — Parameter des Sauerstoffverbrauchs. I. Mitt. : Der Sauerstoffverbrauch einiger Landisopoden. *Z. vergl. Physiol.*, 45 : 247-271.

Wigglesworth, W. B., 1973. — The significance of « apolysis » in the moulting of insects. *J. Ent. (A)*, 47 : 141-149.

Willem, V., 1900. — Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. *Mém. Acad. Roy. Sc. Belg.*, 58 : 1-144.

Willem, V., 1925. — Notes éthologiques sur divers Collemboles. *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg.*, 10 : 617-636.

Source : MNHN, Paris

WOMERSLEY, H., 1932. — The Collembola-Symphypleona of Australia : A Preliminary Account. *J. Council Sc. Indust. Res.*, 34 : 1-47.

WOMERSLEY, H., 1933. — On some Collembola-Arthropleona from South-Africa and Southern Rhodesia. *Ann. South Afr. Mus.*, 30 : 441-475.

WOMERSLEY, H., 1939. — Primitive Insects of South Australia. *Adelaïde* : 322 pp.

YOSII, R., 1954. — Springswänze des Ozé-Naturschutzgebietes. *Scient. Res. Ozegahara Moor, Tokyo* : 777-830.

YOSII, R., 1954. — Höhlencollembolen Japans I. *Kontyu*, 20 : 14-22.

YOSII, R., 1956. — Monographie zur Höhlencollembolen Japans. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 3 : 109 pp.

YOSII, R., 1959. — Studies on the Collembolan Fauna of Malay and Singapore. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 10 : 1-65.

YOSII, R., 1960. — On some Collembola of New Caledonia, New Britain and Solomon Islands. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.*, 12 : 9-38.

YOSII, R., 1965. — On some Collembola of Japan and adjacent countries. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 19 : 1-71.

YOSII, R., 1966. — On some Collembola of Alghanistan, India and Ceylon, collected by the Kuphe expedition, 1960. *Res. Kyoto Univ. Sci. Exp. Karakoram-Hindukush*, 8 : 333-405.

YOSII, R., 1966. — Collembola of Himalaya. *J. Coll. Arts Sc. Chiba Univ.*, 4 : 461-531.

YOSII, R., 1969. — *Dicyrtomina* and *Ptenothrix* (Insecta : Collembola) of the Solomon Islands. *Zool. J. Linn. Soc.*, 48 : 217-236.

YOSII, R., 1970. — On some Collembola of Japan and adjacent countries II. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 23 : 1-32.

YOSII, R., 1977. — Critical check list of the Japanese Species of Collembola. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 25 : 141-170.

YOSII, R. et M. ASHRAF, 1965. — On some Collembola of West Pakistan II. *Pakistan journ. Sci. Res.*, 17 : 24-30.

YOSII, R. et C. LEE, 1963. — On some Collembola of Korea, with notes on the genus *Ptenothrix*. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 15 : 1-37.

ZINKLER, D., 1966. — Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. Verg. Physiol.*, 52 : 99-144.

* Les références ainsi marquées n'ont pas été consultées dans leur texte original ; leurs données figurent dans des articles de synthèse.

distribué le 28 juin 1980

PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 018 6 18

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

4 JUIL. 1990

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris
Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.
Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.
Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Etbnobotanique et d'Ethnozoologie.
Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Objets et Mondes. Laboratoire d'Etbnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.
Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.
Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.
Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris